



CONTROLE EN LIGNE DES MOUVEMENTS D'ATTEINTE MANUELLE DE CIBLE: CONTRIBUTION DES INFORMATIONS DE LOCALISATION DE LA MAIN ET DE LA CIBLE

Fabrice Sarlegna

► To cite this version:

Fabrice Sarlegna. CONTROLE EN LIGNE DES MOUVEMENTS D'ATTEINTE MANUELLE DE CIBLE: CONTRIBUTION DES INFORMATIONS DE LOCALISATION DE LA MAIN ET DE LA CIBLE. Neurosciences [q-bio.NC]. Université de la Méditerranée - Aix-Marseille II, 2004. Français. NNT: . tel-00009128

HAL Id: tel-00009128

<https://theses.hal.science/tel-00009128>

Submitted on 27 Apr 2005

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE - AIX-MARSEILLE II
UFR STAPS

pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de la Méditerranée
Discipline : SCIENCES DU MOUVEMENT HUMAIN

présentée et soutenue publiquement par

FABRICE SARLEGNA

Le 20 septembre 2004

**CONTROLE EN LIGNE DES MOUVEMENTS
D'ATTEINTE MANUELLE DE CIBLE:
CONTRIBUTION DES INFORMATIONS
DE LOCALISATION DE LA MAIN ET DE LA CIBLE**

Sous la direction de JEAN BLOUIN (CR1, CNRS)

Jury

Jean Blouin (CR, CNRS)	Directeur de thèse
Yann Coello (Professeur)	Examineur
Michel Desmurget (CR, INSERM)	Rapporteur
Vincent Nougier (Professeur)	Rapporteur
Jean-Jacques Temprado (Professeur)	Président du jury
Robert van Beers (Chargé de recherche)	Examineur

N° attribué par la bibliothèque ! __!__!__!__!__!__!__!__!__!__!

« Là où, par le passé, la science a permis d'ériger un nouveau dogmatisme, ce dogmatisme s'est à son tour avéré incompatible avec l'évolution de la science. »

JR Oppenheimer

En fait, pour l'évolution de la science comme pour beaucoup d'autres choses,
il y a deux écoles :

*“Question : Quelle révolution
s'est passée de la confrontation ?”*

Teemour, 1996

*“Imagine all the people
living life in peace”*

John Lennon, 1971

Certains diront : « Tant que la science avance »...

Moi je dis : A « la sagesse », comme le diraient les Grecs...

Remerciements

A ceux qui m'ont soutenu...

Avant tout et tous, je voudrais particulièrement remercier Jean Blouin pour ... tout !! J'ai notamment apprécié la communication qu'il a su instaurer entre nous. C'est cette communication permanente et de qualité qui m'a permis d'évoluer tout au long d'un troisième cycle formidablement riche en enseignements. Plus d'excuses désormais, tu as tout fait pour me transmettre tes qualités d'assiduité et de rigueur, et tu démontres chaque jour qu'elles peuvent rimer avec simplicité et bonheur.

Un hommage particulier à l'équipe ! Si on ne comprend pas parfaitement comment nous parvenons régulièrement à atteindre notre cible, l'important est qu'on ne rate jamais notre verre... Outre l'enseignement de cette nouvelle théorie de la relativité, je ne saurai exprimer combien j'ai apprécié les échanges scientifiques ainsi que ceux plus amicaux.

Je voudrais également souligner la qualité de l'encadrement présent au laboratoire Mouvement & Perception. La compétence de ses membres m'a permis un élargissement « significatif » de mon champ de connaissances tant au niveau (dans l'ordre alphabétique) administratif, scientifique que technique.

Dédicace à mes collègues doctorants. On se sera soutenu, voire supporté, pendant ces années si spéciales, ce qui marquera ma mémoire à jamais...

Plus généralement, que toutes celles et ceux qui ont participé à l'élaboration matérielle ou plus « intellectuelle » de mes travaux reçoivent l'expression de ma sincère reconnaissance. Mes remerciements vont également aux membres du jury qui ont accepté de juger ce travail.

« Last but not least », merci aux sujets qui, s'ils n'ont pas été rétribués en argent, auront au moins gagné mon estime.

Table des matières

Introduction générale.....	1
Chapitre I – Contexte théorique	5
Section 1 – Comment sont utilisées les informations visuelles et proprioceptives pour l’initiation d’un mouvement d’atteinte manuelle vers une cible visuelle ?	7
1.1 Comment est localisée la cible à atteindre?	9
1.1.1 Vers un codage égocentrique	9
1.1.2 Le schéma corporel : une nécessité	11
1.1.3 Rappel sur les systèmes visuel et oculomoteur	11
1.1.4 Rôle des informations rétinienne	16
1.1.5 Les informations extra-rétiniennes, indispensables dans le processus de localisation	16
1.1.6 Rôle des informations relatives à la localisation de la tête par rapport au tronc	19
1.2.1 La proprioception : une endo-entrée pour coder vitesse et position	21
1.2.2 La vision : une exo-entrée permettant aussi de coder vitesse et position de la main	22
1.2.3 Comment vision et proprioception sont utilisées ensemble pour coder le positionnement de la main avant l’initiation d’un mouvement d’atteinte manuelle? ..	22
Section 2 - Initiation d’un mouvement d’atteinte manuelle vers une cible visuelle	25
2.1 L’importance de l’estimation de la position initiale du bras et son implication dans les théories du contrôle moteur	28
2.1.1 L’hypothèse du contrôle de la position finale	28
2.1.2 Un codage vectoriel du mouvement.....	30
2.2 Mécanismes proactifs (« feedforward »).....	34
Section 3 - Contrôle en ligne du mouvement d’atteinte manuelle de cible visuelle.....	38
3.1 Boucles de correction de mouvements de pointage basées sur la localisation de la cible	41
<i>La méthode de suppression d’information: vision vs non vision</i>	<i>41</i>
<i>Le paradigme de double saut comme moyen d’étude privilégié</i>	<i>43</i>
<i>Durée des boucles de correction basées sur la localisation de la cible et implication du délai visuo-manuel dans la compréhension du contrôle moteur.....</i>	<i>51</i>
3.2 Boucles de correction de mouvements de pointage basées sur la localisation de la main	53
3.2.1 Contribution de la proprioception au contrôle en ligne des mouvements de pointage	54
<i>Le modèle clinique de désafférentation.....</i>	<i>55</i>
<i>La méthode de vibration.....</i>	<i>57</i>
<i>Comment perturber le comportement par le biais de la proprioception ?</i>	<i>59</i>
<i>Durée des boucles de correction basées sur la proprioception de la main</i>	<i>61</i>
3.2.2 Contribution des boucles internes au contrôle des mouvements de pointage : ... les copies d’efférences permettent-elles de localiser la main pendant le mouvement ?	63
3.2.3 Contribution de la vision de la main au contrôle en ligne des mouvements de pointage	66
<i>La méthode de suppression d’information: vision vs non vision</i>	<i>66</i>
<i>La méthode de perturbation</i>	<i>70</i>
<i>Durée des boucles de correction basées sur la localisation visuelle de la main</i>	<i>72</i>
<i>Distinction entre amplitude et direction comme paramètres du mouvement.....</i>	<i>76</i>

3.2.4 Combinaison des informations visuelles et proprioceptives pendant un mouvement	79
Section 4 – Problématique, but de l'étude et hypothèses sur la contribution des informations relatives à la localisation de la main et de la cible dans le contrôle en ligne du mouvement	79
Chapitre II Contribution expérimentale.....	83
Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements	83
Rappel concernant l'étude 1	113
Online control of the direction of rapid reaching movements	114
Rappel concernant l'étude 2	126
The control of amplitude as a constraint for the online control of the direction of rapid arm movements	127
Rappel concernant l'étude 3	146
Internally-driven online control of reaching movements: a study on a deafferented subject	147
Chapitre III Discussion générale	174
Ce travail de compréhension du contrôle moteur à un niveau fondamental peut-il être utilisé pour des applications ?	185
Conclusion.....	189
Perspectives.....	189
Références	
Annexe : Publications	

Résumé Dans le champ des neurosciences, une interrogation demeure quant à la contribution des informations visuelles et proprioceptives permettant de localiser la main et la cible pendant la réalisation d'un mouvement de la main vers une cible visuelle. Nous avons développé une méthode originale pour investiguer la thématique du contrôle en ligne du mouvement. Dans chacune des études réalisées, des participants adultes essayaient d'atteindre le plus précisément possible des cibles visuelles présentées dans l'obscurité. Des modifications de la position de la cible mais également de la position vue de la main étaient réalisées de façon aléatoire et nous avons analysé comment cela affectait le comportement moteur des sujets. Pour que l'influence de processus cognitifs sur le contrôle en ligne du mouvement soit aussi similaire que possible dans les conditions avec ou sans perturbation, nous avons choisi de produire ces perturbations sans que les sujets ne puissent les percevoir dans le sens où ils n'ont jamais été capables d'en rendre compte verbalement.

L'étude 1 a montré que l'information visuelle relative à la position de la cible était prise en compte de manière plus importante et plus rapide par rapport à l'information visuelle relative à la position de la main, pour le contrôle en temps réel des mouvements rapides. Toutefois, la principale question dégagée de cette étude a concerné l'utilisation limitée du feedback visuel de la main, une observation qui semblait en opposition avec nombre d'études ayant montré le rôle essentiel de ce type d'information dans le contrôle de mouvements d'atteinte manuelle. En fait, une analyse approfondie de la littérature a laissé suggérer que la nature de la tâche, où l'amplitude du mouvement devait être contrôlée, pourrait avoir limité le traitement optimal de l'information visuelle. L'étude 2 avait pour but d'examiner l'utilisation du feedback visuel de la main dans le contrôle de mouvements d'atteinte manuelle lorsque seule la composante directionnelle du mouvement est à contrôler.

L'étude 2 a permis de mettre en évidence la capacité d'intégration rapide et précise du système nerveux central des informations visuelles et proprioceptives sur la position de la main. L'information visuelle a en effet été utilisée de manière consistante et significative, un résultat différant singulièrement de celui obtenu dans l'étude 1 où essentiellement l'amplitude du mouvement était à contrôler. Dès lors, il nous a paru intéressant d'étudier une tâche où des modifications de l'information visuelle devaient résulter en des modifications de l'amplitude et de la direction du mouvement. La question sous-jacente était de savoir si le contrôle des deux composantes serait identique aux deux expériences précédentes ou si il y aurait un effet de type interaction au niveau du contrôle.

L'étude 3 a notamment permis de démontrer que le contrôle directionnel de mouvements rapides sur la base d'informations visuelles de la main est limité par le contrôle de l'amplitude (que l'on peut alors légitimement définir comme une contrainte). En fait, le fait de contrôler l'amplitude (et donc le freinage du mouvement) semble limiter plus généralement le contrôle en ligne du mouvement sur la base des informations de localisation de la main.

A ce stade, nous avons donc démontré la contribution des informations visuelles de localisation de la cible et de la main, ainsi que des informations proprioceptives au contrôle courant des mouvements d'atteinte manuelle. Nos expériences ont donc permis de démontrer les rôles essentiels des informations proprioceptives et visuelles (relatives à la position de la main et de la cible). Afin d'étudier le caractère indispensable de ces boucles de rétroaction, nous avons eu l'opportunité de travailler avec une patiente proprioceptivement désafférentée. L'étude 4 nous a permis de montrer qu'un contrôle en ligne était possible malgré l'absence de boucles de rétroaction sensorielles périphériques sur la localisation de la main et de la cible. Nous proposons donc un modèle du contrôle en ligne du mouvement basé sur une utilisation optimale des mécanismes proactifs et rétroactifs, ainsi que sur la continuité et la rapidité du processus de traitement de l'information.

Mots-clés : Contrôle en ligne du mouvement - Main – Cible
Vision – Proprioception – Copie d'efférence

Introduction générale

« Movement is truly a critical aspect of life. Without movement, we could not feed ourselves, we could not reproduce, and we would not survive. »

RA Schmidt (1988) P 3

La problématique envisagée dans la présente thèse s'inscrit dans le cadre des recherches menées au sein du laboratoire Mouvement & Perception sur le contrôle du mouvement humain et les processus sous-tendant la production du comportement moteur. Cette thématique est abordée par plusieurs équipes qui procèdent à différents niveaux (comportemental et de modélisation) et qui ont recours à l'expérimentation sur des sujets humains sains ou pathologiques (absence de proprioception par exemple). Bien que le niveau neurophysiologique ait été étudié au sein même du laboratoire et qu'il permette incontestablement de compléter la compréhension des processus de contrôle sensori-moteur, ce niveau sera peu abordé dans ce manuscrit afin que l'objet de ce travail puisse être exposé dans des proportions « raisonnables ».

Pour commencer la présentation de la thématique étudiée, la littérature abondante dans le domaine des neurosciences permet d'abord de dire que le comportement moteur de l'Homme résulte de l'interaction de son corps propre avec l'environnement dans lequel il évolue. Comme l'illustre la figure 1, le système nerveux central (SNC) va constituer l'interface entre les informations sensorielles, permettant à l'individu de se renseigner sur l'état de son corps et de l'environnement dans lequel il évolue, et les actes qui seront mis en œuvre (Massion 1997).

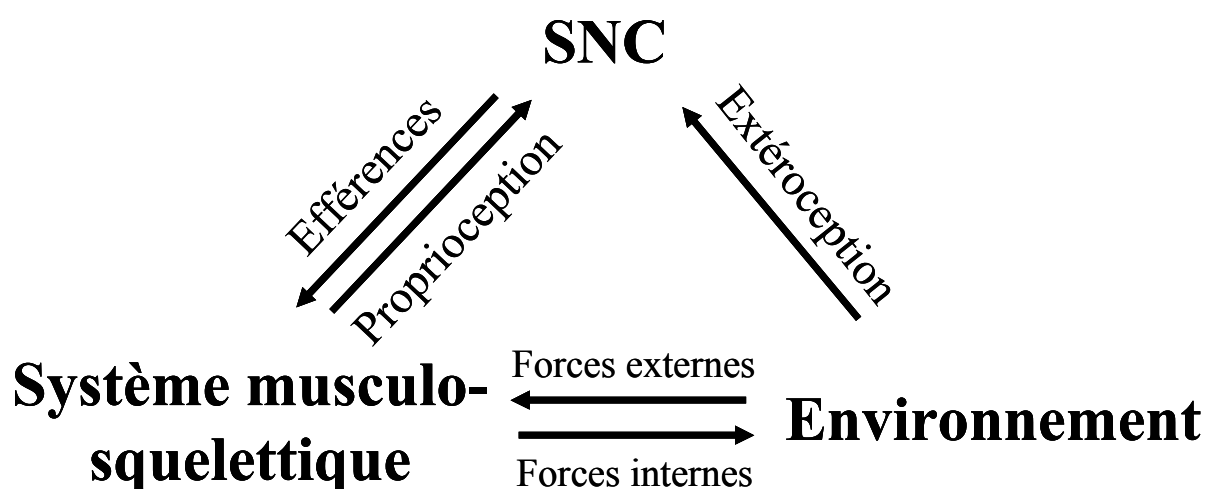


Fig. 1 : Le comportement moteur résulte de l'interaction entre l'environnement, le SNC et l'appareil musculo-squelettique (adapté de Massion 1997 et Vercher et al. 2003).

L'étude du comportement moteur a été initiée principalement avec des tâches impliquant l'ensemble du corps du sujet (Stratton 1896 ; von Helmholtz 1866). Wooster (1923) fut un des premiers scientifiques à utiliser une tâche étudiant un système moteur plus restreint, celui du bras. Comme le souligne Paillard (1996, P 402):

« Aiming at a visual target has been widely used as a paradigmatic procedure to study visuomotor control in its simplest form. Arm reaching, the basic function of which is to transport the hand to a given place in the prehension space is indeed a basic proximal motor component of the many manipulative activities of the hand (grasping, rubbing, scratching, holding, weighing, touching, etc.). It has to be associated with more distal components for the programming and execution of these complex manual activities in various specific higher order, goal-directed coordinative units. »

Si l'analyse de mouvements de bras est moins complexe que l'analyse des mouvements de tous les segments du corps, le but ultime reste néanmoins de comprendre les mécanismes sous-tendant les mouvements dirigés (i.e. ayant une finalité) dans une plus large acception. En effet, le mouvement de projection de la main vers un objet situé dans l'espace de préhension semble posséder l'intérêt essentiel d'être sous-tendu par des processus sensori-moteurs similaires à de nombreux mouvements spatialement dirigés. La tâche de pointage permet notamment d'étudier les mécanismes sous-tendant la production de comportements moteurs où des entrées visuelles doivent être transformées en réponses motrices. L'objectif de cette thèse était de participer au développement des connaissances sur les processus neuropsychologiques et neurophysiologiques qui précèdent et accompagnent l'atteinte manuelle d'une cible visuelle. Ces processus permettent de détecter, de localiser et d'identifier la cible présente dans le champ visuel et de programmer et de guider les mouvements de pointage vers celle-ci.

Afin de rester en phase avec l'objet d'étude du présent manuscrit, nous nous référerons principalement à deux méthodes qui ont été utilisées pour mieux appréhender le contrôle du mouvement :

- une approche consistant à perturber ponctuellement la coordination visuo-manuelle afin d'étudier le contrôle du mouvement durant sa réalisation. L'objet d'étude est alors le contrôle en ligne du mouvement (ou encore contrôle courant) qui doit permettre de réagir rapidement à des événements imprévisibles susceptibles de

gêner la réalisation du mouvement, voire de mettre en péril l'intégrité de l'organisme. On peut penser à une situation où un prédateur, pour se nourrir, doit atteindre une proie au comportement imprévisible. Le prédateur va devoir ajuster ses mouvements en fonction du comportement d'autrui, analysé principalement à partir de la vision dans le cas d'un être humain. La proie va également devoir prendre en compte le comportement du prédateur pour tenter de lui échapper... On peut également citer le cas d'une personne qui chute dans les escaliers et veut alors se rattraper à un point d'appui. Le mouvement de la main va devoir être rapidement contrôlé pendant la chute car les commandes motrices envoyées par le cortex moteur aux motoneurones activant les muscles sollicités sera valable à un instant t , mais la chute entraînant le corps de la personne (et donc la main) vers la bas, les commandes motrices devront être réactualisées pour que le point d'appui soit finalement atteint. Dans ce cas, le mouvement devra être ajusté en fonction du mouvement propre du corps. La propriété de flexibilité du système sensori-moteur sera l'objet d'étude général de ce travail. Dans le cadre des activités physiques et sportives, notons que c'est grâce à ces mécanismes de régulation « en temps réel » qu'un joueur de tennis va pouvoir ajuster la trajectoire de son mouvement de bras (et donc de raquette) en réponse à un « faux rebond » de la balle sur le sol, alors qu'il avait préparé un autre geste.

- une autre approche utilisée dans l'étude du comportement moteur a consisté à perturber de manière répétée la coordination visuo-manuelle afin d'étudier le contrôle du mouvement à plus long terme. L'existence d'un tel contrôle, dit contrôle « adaptatif », démontre la capacité de l'Homme à se réorganiser durablement (d'où la notion de plasticité du système sensori-moteur) face aux perturbations systématiques, ceci dans un souci général d'économie de temps et d'énergie.

Si l'on cherche un exemple marquant d'adaptation (qui par définition va persister dans le temps), on peut repenser à l'ère où tous les primates marchaient à quatre pattes. Ce comportement locomoteur permettait de survivre et d'assurer la reproduction de l'espèce. A cette période-ci, il semblerait qu'un changement de climat ait provoqué un changement de flore et qu'à la place de la forêt, la savane se soit installée durablement. Les primates avaient alors une vision réduite de l'espace environnant à cause de la hauteur des herbes. Suite à cette perturbation perceptive constante, certains primates ont adopté un nouveau

comportement moteur : se relever, se redresser pour voir plus loin, au dessus de la savane¹. Même si ces processus adaptatifs ont été l'objet d'études durant cette thèse, le présent manuscrit s'intéressera principalement aux processus de régulation en ligne. Toutefois, nous verrons que les résultats de certaines études destinées à investiguer le contrôle en ligne des mouvements peuvent être influencés par des processus de type adaptatif. Nous argumenterons alors pour défendre l'idée que la méthodologie que nous avons utilisée a permis de limiter considérablement cette influence sur nos résultats.

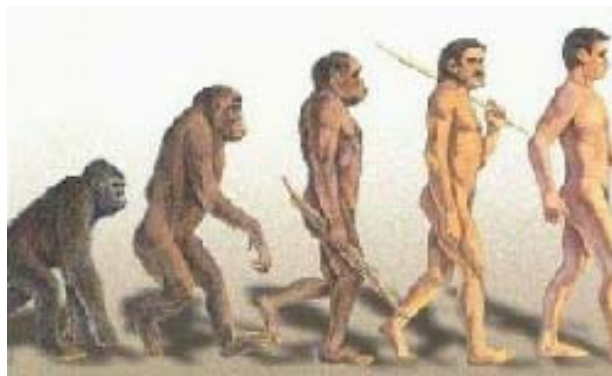


Fig. 2 : La libération des membres supérieurs

L'exemple significatif d'adaptation au cours de l'évolution présenté ci-dessus permet d'ajouter que la locomotion bipédique, certes moins stable que la locomotion quadrupédique, a également permis la libération des membres antérieurs (devenus supérieurs) pour d'autres tâches que les activités de maintien postural et de locomotion (voir Fig. 2). Aujourd'hui, l'Homme utilise sa main (transportée par le bras) pour saisir chaque jour de nombreux objets. C'est ainsi une activité primordiale de l'humain, et l'objet de cette thèse est d'apporter de nouvelles données pouvant contribuer à une meilleure compréhension du contrôle courant des mouvements de bras chez l'Homme. Par « mouvement de bras » ou « pointage », nous entendrons mouvement d'atteinte (« reach »), de transport de la main vers une cible, sans y inclure le mouvement de saisie (« grasp », avec les doigts) à proprement parler. Plus spécifiquement, les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse avaient pour but de déterminer les contributions des informations permettant de localiser la main et la cible à atteindre dans les processus de contrôle en ligne du mouvement. Nous avons notamment

¹ Il faut toutefois noter que cette adaptation sensori-motrice à une profonde perturbation s'est développée sur une longue période, impliquant des générations et des générations d'êtres humains. Pour comprendre un tel processus, il est donc nécessaire de faire appel aux concepts d'hérédité et d'évolution. L'échelle temporelle des processus sensori-moteurs qui seront présentés et étudiés dans le cadre de ce mémoire sera bien plus réduite puisque comprise entre quelques millisecondes et quelques dizaines d'années.

essayé de comprendre comment les individus utilisaient les informations visuelles relatives à la localisation de cible pour réaliser leurs mouvements de bras. De plus, nous avons étudié comment ils utilisaient au cours de la réalisation du mouvement les informations visuelles et proprioceptives pour contrôler leurs mouvements. L'idée sous-jacente à la conduite de ces travaux était que les systèmes visuels et proprioceptifs informaient constamment le SNC et que cette continuité permettrait d'optimiser la précision de nos mouvements d'atteinte. Si la littérature existante fait état de nombreuses études sur la contribution de la vision au comportement humain, le rôle de la proprioception n'a sans doute pas reçu autant d'attention. Nous pourrions nous apercevoir que des raisons purement méthodologiques liées à la difficulté de manipuler les afférences proprioceptives (et de parfaitement contrôler cette manipulation) pourraient en être la cause.

Afin d'étudier conjointement vision et proprioception, une technique originale a été développée au sein du laboratoire. Le protocole expérimental que nous avons mis au point permettait de modifier l'information visuelle sur la localisation de la main sans que les sujets ne s'en aperçoivent et de façon à ce que cette information visuelle de position de main diffère de la position réelle de la main, que les récepteurs proprioceptifs pouvaient transmettre au SNC. Ainsi, nous avons pu analyser comment le sujet utilisait les informations visuelles et proprioceptives permettant de localiser la main. Au premier abord, les modifications induites pourraient sembler complexifier le contrôle du mouvement. En fait, de nombreuses situations existent où ce que l'on voit ne correspond pas exactement à ce que l'on fait mais plutôt à une conséquence transformée de nos actes. Par exemple, lorsqu'un individu utilise un système optique (lunettes, jumelles, prismes...) et qu'il doit saisir un objet, le mouvement est réalisé sur la base d'informations visuelles biaisées (Fig. 3).

Considérant les situations énumérées ci-dessus, le risque pour l'individu est qu'il n'atteigne pas la cible. Les systèmes de contrôle courant (dès le premier essai) et de contrôle adaptatif (qui peuvent influencer le comportement dès le second mouvement) sont toutefois mis en œuvre pour qu'il puisse atteindre l'objet ciblé. La méthodologie employée dans plusieurs expériences rapportées dans ce manuscrit adresse donc directement la question du contrôle courant des mouvements d'atteinte lorsque les informations proprioceptives relatives à l'action réalisée diffèrent des informations visuelles relatives à ce même mouvement. Nous verrons l'étonnante rapidité du système sensori-moteur à réagir à ce type de situation. Toutefois, avant de présenter nos résultats, quelles sont les connaissances dont nous disposons pour mieux comprendre l'objet de la présente thèse ?



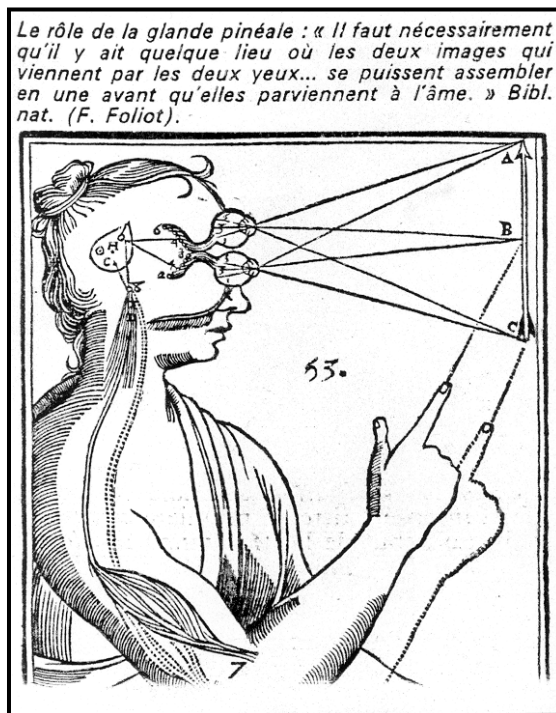
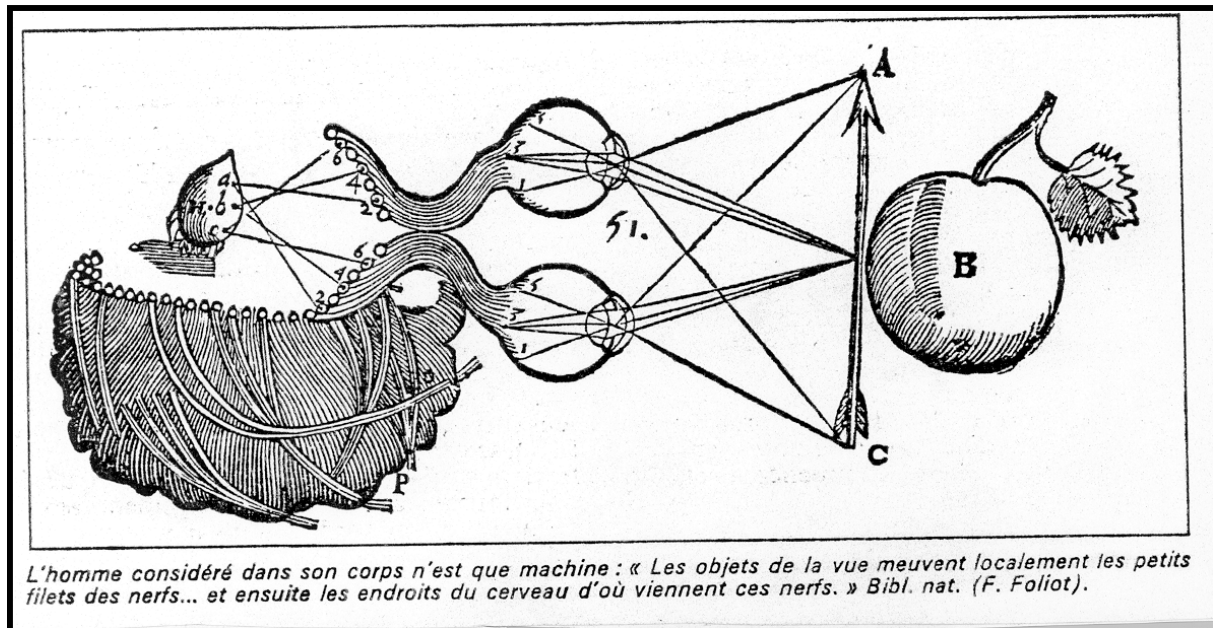
Fig. 3 : Le plongeur parvient à saisir ou manipuler des objets malgré une vision altérée par le masque et l'indice de réfraction de l'eau

Le premier chapitre de ce travail consistera en une revue de littérature nécessairement non exhaustive mais présentant des résultats expérimentaux et des concepts qui ont été proposés pour rendre compte du contrôle moteur chez l'Homme. Le cadre théorique permettra donc de mieux situer la problématique abordée, le contrôle en ligne des mouvements, au sein du contexte théorique actuel.

Dans le deuxième chapitre, des travaux expérimentaux seront présentés et leur apport au champ bibliographique général sera spécifiquement discuté dans chaque article. Pour conserver une unité et un fil conducteur dans ce travail, seuls seront exposés les travaux que nous avons réalisés sur la contribution des informations visuelles et proprioceptives au contrôle en ligne des mouvements d'atteinte.

Enfin, une discussion générale sera proposée. Les résultats des expériences pourront y être comparés pour essayer de définir les apports les plus importants de notre série d'études pour la thématique étudiée. Nous tâcherons de nous focaliser sur les conclusions essentielles par rapport à la question initiale et de proposer un modèle de contrôle en ligne du mouvement le plus général possible. Il nous faudra également analyser les interrogations restant sans réponses ainsi que celles qui ont émergé au cours de nos investigations.

Chapitre I – Contexte théorique



Section 1 – Comment sont utilisées les informations visuelles et proprioceptives pour l'initiation d'un mouvement d'atteinte manuelle vers une cible visuelle ?

Le bras est utilisé quotidiennement pour accomplir les activités les plus diverses. Des tâches aussi triviales que la saisie d'un verre ou d'un stylo nécessitent ainsi une phase de transport du bras dans l'espace dit de préhension. L'objectif spatial de ces gestes est souvent détecté visuellement et il apparaît fréquemment dans le champ visuel périphérique. La tâche de pointage de cibles visuelles présentées en vision périphérique est donc devenue un paradigme particulièrement utilisé pour étudier le contrôle d'activités motrices finalisées.

Si nos actes destinés à atteindre un objet sont quotidiennement effectués avec précision et bien souvent sans qu'on y prête attention, ils relèvent néanmoins de processus d'une paradoxale complexité. Ces processus visent à faire correspondre la position de la main à celle de la cible. Bien qu'un débat existe toujours sur la nécessité de connaître la position initiale de sa main pour atteindre une cible, de nombreuses études suggèrent que le SNC doit être informé de la localisation de la main et de la cible pour qu'un geste puisse être effectué avec précision (pour revues, voir Andersen et al. 1997 ; Desmurget et al. 1998). Une cible à atteindre est fréquemment localisée grâce à la vision. Ainsi, sera principalement présenté dans ce travail le contrôle de mouvements dirigés vers des cibles visuelles. La main peut être localisée grâce à la vision et la proprioception (e.g. Haggard 2001; van Beers 1996, 1999). Une fois ces deux localisations effectuées (i.e. de la main et de la cible), un mouvement va pouvoir être initié pour que la main atteigne la cible d'intérêt. Un mouvement va résulter d'un ensemble coordonné de commandes motrices (activations et inhibitions) envoyées spécifiquement à des muscles proximaux et proximo-distaux pour provoquer une contraction du biceps et du triceps par exemple. A ce propos, la définition donnée dans le dictionnaire Larousse (1994) du verbe « coordonner » indique :

agencer des éléments en vue d'obtenir un ensemble cohérent, un résultat déterminé.

Coordonner des mouvements, des efforts.

Cette définition indique bien que c'est l'action organisée de multiples commandes qui va produire un mouvement de la main dans l'espace. Des erreurs dans la réalisation de ce mouvement sont évidemment possibles ; elles peuvent provenir lors du processus de localisation de la cible, de la planification du mouvement ou encore lors de l'exécution des commandes motrices (dites aussi efférences). Des perturbations inattendues peuvent également survenir durant la réalisation du mouvement. Donc, comme le suggérait

Woodworth dès la fin du XIX^{ème} siècle, la précision des mouvements dépend à la fois des efférences initiales et des mécanismes de correction (Woodworth 1899). Toutefois, avant de voir comment le sujet contrôle son mouvement durant son exécution, voyons d'abord comment ce mouvement est initié? Certaines observations expérimentales vont être présentées pour faire état des connaissances actuelles sur l'initiation de mouvements finalisés sur la base des informations permettant la localisation de la cible et de la main.



La création d'Adam (Michel Ange, 1508-1512) : le premier mouvement dirigé ?

1.1 Comment est localisée la cible à atteindre?

Que la cible apparaisse dans le champ visuel et soit à l'origine de l'intention d'agir ou que la cible soit déjà présente avant qu'une action soit intentionnellement déclenchée, une étape généralement préliminaire à l'initiation d'un mouvement est la localisation de la cible à atteindre.

1.1.1 Vers un codage égocentrique

La notion de localisation d'un objet dans l'espace fait appel au concept de référentiel. Celui-ci peut être exocentrique ou égocentrique. Si l'on utilise un référentiel exocentrique, un objet (e.g. une fourchette, ou la main...) va être localisé par rapport à un autre élément de l'environnement (coordonnées x et y, par rapport à une assiette sur un plan de table par exemple). Selon la littérature, le référentiel qui semble être le généralement employé dans une tâche de pointage (au moins dans l'obscurité) est le référentiel égocentrique (Jeannerod 1988; Paillard 1991). Pour Jeannerod et Biguer (1989), cette « référence au corps propre constitue une des bases de l'organisation du comportement orienté vers l'espace extra-corporel ». Que l'objet soit localisé en coordonnées cartésiennes (abscisse et ordonnée) ou en coordonnées polaires (module et phase, i.e. amplitude et direction), le corps sert alors de référence (fig. 4). Il semble que ce soit le cas d'un sujet qui pointe à une cible visuelle dans l'obscurité (Blouin et al. 1993b), mais un tel référentiel semble également pouvoir être utilisé dans un environnement structuré puisqu'il a été montré qu'un contexte générant une illusion perceptive n'affectait pas forcément la précision d'un mouvement de pointage (Bridgeman et al. 1997 ; Coello et al. 2003). Les coordonnées de la cible par rapport au corps vont être transformées pour déterminer les paramètres du mouvement requis (la direction et l'amplitude, par exemple). Toutefois la localisation exacte de l'origine du référentiel égocentrique pour des mouvements de bras reste débattue, des auteurs suggérant comme référentiel la main, l'épaule, le tronc, la tête ou l'œil ... (cf Andersen et al. 1997; Cohen et Andersen 2002; Crutcher et al. sous presse; Desmurget et al. 1998; Graziano 2001; McIntyre et al. 2000; Soechting et Flanders 1989). Une hypothèse probable, mais complexifiant encore un peu plus la compréhension du contrôle moteur, est que l'origine du référentiel utilisé dépend de la tâche, i.e. du type de mouvement réalisé, de la cible à atteindre, de l'environnement...

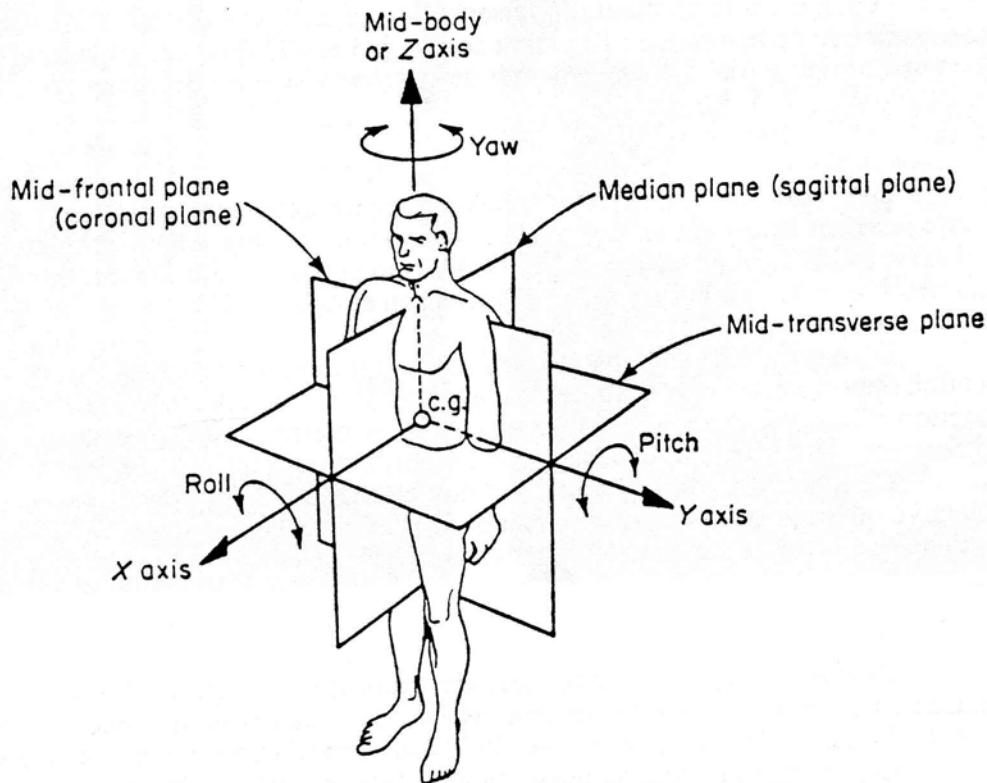


Fig. 4 : Lorsque le corps sert de référence (d'après Howard et Templeton 1966)

Comme nous le verrons dans le paragraphe suivant, situer la cible par rapport à soi implique l'existence d'une représentation interne du corps. Ceci pourrait indiquer qu'il serait utile d'utiliser une représentation interne de la position de la cible qui serait constamment et directement (statut « amodalitaire », sans transformations nécessaires) comparable à la représentation interne du corps. Le fait que l'on puisse pointer à une cible « imaginaire » montre que le SNC peut uniquement se servir d'une représentation interne de la localisation de la cible². Ainsi en 1982, van Hofsten et Lee écrivaient: « while people may [...] continuously *use* visual information about their relationship to their environment to guide their walking, they don't have to continuously picking up the information » (van Hofsten et Lee 1982; P 136). L'idée était alors qu'une représentation interne précise et durable était disponible pour les activités motrices. Nous verrons par la suite que de nombreuses études ont

² Graziano et al. (1997) ont montré que, dans le cortex ventral pré-moteur de primates non-humains, des neurones déchargeaient de la même façon que la cible soit visible ou non (voir les résultats similaires de Murata et al. 1997). Ces neurones pourraient donc définir la représentation interne de position de cible utilisée pour le contrôle des mouvements et être à la base de la permanence de l'objet introduite par Piaget.

mis en évidence le fait qu'une mise à jour régulière des représentations de la cible et du corps est nécessaire pour leur exactitude et leur stabilité.

1.1.2 Le schéma corporel : une nécessité

La seule information visuelle ne peut renseigner que sur la présence ou l'absence de la cible dans le champ visuel, pas sur la localisation de la cible. La localisation de l'image de la cible sur la rétine par rapport à la fovéa va permettre dans un premier temps de déterminer la position de la cible dans un référentiel rétinotopique, i.e. par rapport à l'axe du regard. Le SNC reçoit des signaux oculomoteurs (qui seront présentés plus tard dans ce manuscrit) qui assurent le codage de la position de l'œil dans l'orbite. C'est donc la combinaison de ces informations qui va alors permettre de déterminer la localisation de la cible par rapport à la tête (en coordonnées dites crâniotopiques). Selon la tâche à accomplir, le SNC va devoir aussi être informé de la position de la tête par rapport au tronc, et ainsi de suite, pour parvenir à localiser la cible par rapport à l'origine du référentiel utilisé. Pour réussir à « intégrer » toutes ces informations, nous voyons donc que le SNC doit disposer d'« une référence corporelle fondamentale, toujours accessible, résultant de l'appréciation de la position relative des différents segments corporels mobiles emboîtés que sont l'œil, la tête, le tronc et les membres » (Roll et Roll 1987, P 905). C'est également grâce à cette représentation interne du corps que la main pourra être localisée par rapport au corps, les segments du bras étant référés de proche en proche.

1.1.3 Rappel sur les systèmes visuel et oculomoteur

Le système visuel

L'œil est un organe sensoriel privilégié chez l'Homme pour le renseigner sur son état actuel et sa relation avec l'environnement. L'élément tapissant le fond de l'œil est la rétine, qui va capter l'énergie lumineuse pour la transformer en énergie électrique. Ce processus de transduction permet donc de coder une stimulation visuelle en activité nerveuse. La rétine est composée de deux types de cellules visuelles. Ces cellules photoréceptrices sont :

- les cônes. Ils sont concentrés au centre de la rétine, dans la région fovéale (1,5 mm de diamètre) et péri-fovéale. Ils sont sensibles aux couleurs (selon une bande particulière du spectre de lumière) et à la forme. Ils permettent une bonne discrimination si l'éclairage est suffisant. L'acuité visuelle est maximale lorsque l'image de la cible est projetée sur la fovéa.

- les bâtonnets. Ils sont majoritairement présents dans la périphérie de la rétine (à partir de 10 à 15° d'excentricité par rapport à la fovéa). Ces cellules ont une grande sensibilité à la lumière et sont adaptées à la vision dans l'obscurité (vision scotopique). Les bâtonnets sont également sensibles au mouvement, supposant un rôle dans la détermination de la direction d'un stimulus.

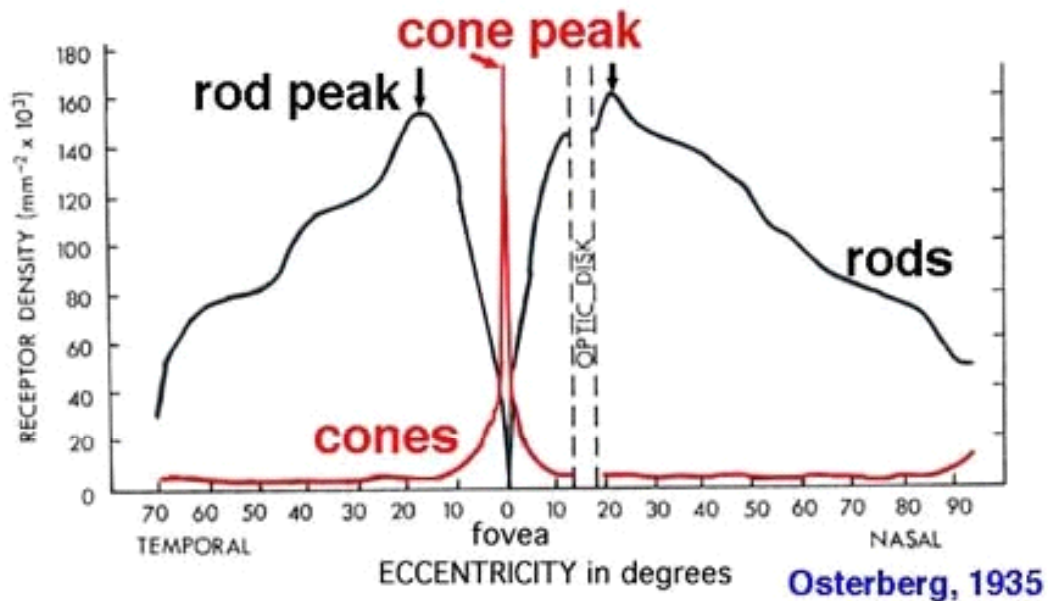


Figure 5: Concentration des cônes et des bâtonnets en fonction de l'excentricité sur la rétine (Osterberg 1935).

La région centrale de la fovéa, dite fovéola (1/3° d'angle visuel) possède uniquement, et en grand nombre (environ 2500), des cônes. Comme le montre la figure 5, la densité des cônes diminue rapidement en s'éloignant de la fovéola. La densité des bâtonnets est maximale aux alentours de 20° par rapport à la fovéola. De ces 20°, la densité des bâtonnets diminue lentement en s'éloignant de la fovéa, mais rapidement à l'approche de la fovéa (De Vallois et De Vallois 1990).

Les signaux captés par les photorécepteurs rétiniens sont transmis aux cellules bipolaires et ganglionnaires qui à leur tour transmettront les informations vers le corps genouillé latéral du thalamus et le cortex visuel primaire (occipital). Deux voies ont été identifiées : la voie magnocellulaire et la voie parvocellulaire. Wurtz et Kandel (2000a) indiquent que les cellules de la voie parvocellulaire déchargent de façon optimale pour des stimuli visuels ayant de faibles fréquences temporelles mais à des fréquences spatiales élevées. A l'opposé, les cellules de la voie magnocellulaire sont plus sensibles à des stimuli

changeants, i.e. à des fréquences temporelles élevées, et à des fréquences spatiales faibles. Il a été montré que la lésion de l'aire MST provoque des déficits sélectifs d'analyse du mouvement (et notamment de la vitesse du stimulus ; Wurtz et Goldberg 1989 ; Wurtz et Kandel 2000b). Sachant que les cellules ganglionnaires de la voie magnocellulaire sont relayées sur MST (V5a) via MT (V5), il semble donc bien que l'aire MST, et la voie magnocellulaire en général, joue donc un rôle important dans le traitement de l'information visuelle de mouvement (Andersen et al. 1997). Contrairement à la voie magnocellulaire, qui emprunte la voie dorsale et dont l'implication dans le traitement des informations spatiales est établie, la voie parvocellulaire serait plutôt impliquée dans les processus d'identification, d'où une certaine corrélation avec la voie ventrale (Goodale et Milner 1992). Il semble cependant que les voies de traitement de l'information prélevée en vision centrale, empruntant principalement la voie ventrale, remontent également vers la voie dorsale et les aires motrices (Wurtz et Kandel 2000b).

	Vision centrale	Vision périphérique
Champ visuel	0 à 15°	>10-15°
Gamme de vitesse	<15°/s	>10°/s
Fréquence temporelle	Basse	Haute
Fréquence spatiale	Haute	Basse
Voie du CGL vers les aires visuelles	Parvocellulaire	Magnocellulaire
Voie	Ventrale	Dorsale
Rôle	Identification	Localisation

Tableau 1 : Récapitulatif des systèmes visuels central et périphérique

Le système oculomoteur

Se poser la question du rôle du système oculomoteur revient à poser la question :
pourquoi bougeons nous les yeux ?

La raison de la présence de tout un système destiné à bouger les yeux s'explique par la présence de la fovéa sur la rétine: cette petite zone sur laquelle se projette seulement 1 à 2° du champ visuel, est la zone où l'acuité visuelle est la meilleure. Ainsi, l'existence de la fovéa chez l'Homme va déterminer son comportement moteur car cela va le conduire à bouger les yeux, voire la tête, le tronc ou l'ensemble du corps, pour amener l'image de l'objet d'intérêt à se projeter sur la fovéa. A ce propos, De Vallois et De Vallois (1990) annotent (P 57):

*« Although the fovea subtends only about 1 to 2° visual angle,
it plays a disproportionately large role in vision »*

Chez l'Homme, l'œil est donc à la fois un système sensoriel et un système moteur. Ainsi, lorsqu'un objet situé en vision périphérique attire notre attention (de par son apparition ou son mouvement, par exemple), nous produisons généralement un mouvement rapide des yeux (saccade oculaire) afin que l'image de la cible se projette sur la fovéa, facilitant ainsi l'identification de l'objet.

Si il est vrai que la fovéa est la zone de projection de l'image où l'acuité est la meilleure, il a été proposé que la vision centrale permettrait également de mieux localiser un stimulus par rapport à la vision périphérique (e.g. Abrams et al. 1990; Vercher et al. 1994). Une étude de Prablanc et al. (1979b) adressait spécifiquement la question en demandant à des sujets de pointer à une cible visuelle localisée soit en vision centrale (après l'avoir fovéalisé), soit en vision périphérique (les sujets n'avaient pas le droit de fovéaliser la cible). Les résultats ont montré que les sujets étaient aussi précis dans les deux conditions lorsque la main ne pouvait être vue pendant le mouvement, comme le montrent les analyses d'erreur absolue. Par contre, les sujets étaient plus précis en fovéalisant la cible lorsque la main était visible tout au long du mouvement. Une étude de Blouin et al. (1996) a confirmé que lorsque les sujets ne pouvaient voir leur main au cours du mouvement, l'erreur absolue était similaire avec ou sans fovéalisation de la cible. Ainsi donc, la littérature ne semble pas permettre de dire de façon certaine que la vision périphérique n'assure pas une localisation aussi précise que la vision centrale. De plus, une localisation plus précise suite à une saccade oculaire pourrait être due à l'utilisation de signaux efférents oculomoteurs (voir paragraphe 1.1.5 Les informations extra-rétiniennes; Enright 1995; Vercher et al. 1994).

Avant de rapporter quelques notions élémentaires sur le système oculomoteur, notons que le globe oculaire est un sphéroïde dont les mouvements dans l'orbite sont produits par la contraction de trois paires de muscles antagonistes. Il est maintenu dans son orbite par des tissus tels que les ligaments suspenseurs, la conjonctive, le nerf optique et les muscles. L'organisation tri-dimensionnelle des trois paires de muscles permet de mouvoir le globe oculaire selon trois axes plus ou moins orthogonaux. Les yeux peuvent ainsi effectuer des mouvements verticaux (abaissement, élévation), horizontaux (vers la droite, la gauche) ou de torsion (interne ou externe).

Il y a cinq catégories de mouvements oculaires : les saccades, les mouvements de poursuite, les réflexes vestibulo-oculaires, les nystagmus optocinétiques et les mouvements de vergence. Seules les saccades seront présentées dans ce travail car c'est le type de mouvement qui est généralement utilisé pour déplacer le regard vers une cible que nous allons atteindre avec la main. Notons également que notre intérêt se limitera aux saccades horizontales. Les

saccades sont des rapides mouvements oculaires qui provoquent un changement brusque du point de fixation. Le but d'une saccade est d'amener l'image de la cible sur la fovéa, là où l'acuité visuelle est la plus élevée. Or de nombreux auteurs ont observé que pour fovéaliser une cible présentée dans le champ visuel périphérique, deux saccades sont nécessaires. En effet, l'amplitude de la première saccade a tendance à être inférieure à l'amplitude théorique (Becker 1989). Le gain d'une saccade oculaire a ainsi été quantifié : il est en moyenne de 0,9 (soit 10% d'erreur).

Une caractéristique notable du système saccadique est la rapidité avec laquelle une saccade est initiée et réalisée. Ceci fait que l'objet d'intérêt peut être rapidement vu en vision centrale et donc identifié, et de la rapidité de l'identification peut dépendre la rapidité de la réponse motrice à produire (fuite si une panthère est identifiée, mouvement de bras pour saisir un ballon envoyé vers vous...). Une économie de traitement (et de temps ?) semble être réalisée déjà au niveau de la planification de la saccade puisque la vitesse de la saccade n'est pas modulable. Au contraire, elle dépend strictement de l'amplitude de la saccade (d'où la notion de « main sequence », présentée par Bahill et Stark 1979). Concernant la vitesse de ce mouvement oculaire, elle est si élevée (jusqu'à 600°/s) que le temps de mouvement est d'environ quelques dizaines de millisecondes en moyenne. Ceci n'est pas sans intérêt étant donné que le SNC peut difficilement extraire des informations spatiales pendant le rapide mouvement oculaire, où l'image de la cible balaye aussi rapidement la rétine. Ainsi, cette période où l'efficacité des processus de localisation visuelle est mise à mal ne dure qu'un très court instant. Il est possible que le fait que les saccades soient extrêmement rapides soit relié au fait que les saccades ne semblent pas être contrôlées au cours de leur exécution. Cette propriété qui avait été mise en évidence dans de nombreux travaux a cependant été remise en cause par des travaux récents de Gaveau et al. (2003). Ces auteurs ont en effet pu observer un contrôle en ligne de la saccade de façon systématique, bien que ce contrôle agisse dans des proportions limitées. Ainsi, même si la cible d'intérêt est déplacée pendant la saccade, celle-ci se terminera plus ou moins là où la cible était au début de la saccade (e.g. Deubel et al. 1982 ; McLaughlin 1967). En fait, l'erreur réalisée (détectée visuellement, on parlera donc d'erreur rétinienne) est alors utilisée pour exécuter une saccade dite de correction pour fovéaliser la cible déplacée. Nous verrons que si ces saccades ne semblent pouvoir être contrôlées en ligne dans de larges proportions, ce n'est pas le cas des mouvements de bras. Il est également intéressant de noter que dans la partie expérimentale de ce travail, nous avons pu étudier la contribution des commandes motrices générées pour réaliser des saccades au contrôle en ligne des mouvements de bras.

Concernant le contrôle nerveux de la saccade oculaire, il semble que pour réaliser un tel mouvement vers une cible périphérique et maintenir ensuite l'œil dans sa nouvelle position, les motoneurones fournissent aux muscles oculomoteurs les ordres adéquats en deux temps (Becker 1989):

- pour vaincre les forces inertielles, visqueuses et élastiques, il y a une première décharge motoneuronale, dite impulsion (« pulse »), de potentiels d'action à haute fréquence, pour provoquer le mouvement saccadique de l'œil dans l'orbite

- pour s'opposer aux forces élastiques qui tendent à ramener l'œil en position neutre, une force de même intensité mais de sens opposé doit être produite, d'où une décharge continue de potentiels d'action à fréquence moins élevée déterminant l'échelon (« step »)

1.1.4 Rôle des informations rétinienne

Les signaux rétiens permettent de définir la position de l'image d'un objet sur la rétine par rapport à un référentiel. Etant donné que les mouvements des yeux sont principalement des rotations, l'information rétinienne de localisation de cible peut être définie en terme d'angle par rapport à ce référent. Dans l'espace de préhension, c'est la vision binoculaire qui permet d'estimer la profondeur, la distance entre l'œil et la cible. De nombreux travaux ont montré que la présence d'un environnement visuel structuré apportait des informations rétiennes permettant de pointer plus précisément à une cible (Coello et Grealy 1997; Magne et Coello 2002; Velay et Beaubaton 1986). Nous verrons également comment ces signaux rétiens pourraient contribuer à la localisation de l'œil dans son orbite.

1.1.5 Les informations extra-rétiennes, indispensables dans le processus de localisation

Afin d'obtenir les coordonnées de la cible dans un cadre de référence (égocentrique) donné, nous avons vu qu'il était nécessaire de déterminer la position de l'œil dans l'orbite (ou le crâne). Les signaux extra-rétiens (définis comme la proprioception oculaire et la copie d'efférence oculomotrice dans le présent travail) vont permettre les changements de référentiels déjà explicités. Les signaux proprioceptifs oculaires proviennent principalement des 3 paires de muscles extra-oculaires et des ligaments. Le concept de copie d'efférence nécessite quant à lui quelques explications plus détaillées.

A l'origine de ce concept, une question intriguait notamment les philosophes. En effet, le mouvement d'un objet face à une personne immobile peut produire exactement la même stimulation rétinienne (déplacement d'une image sur la rétine) que le déplacement des yeux face à l'objet immobile. Toutefois, les résultats obtenus par Robinson et Wurtz (1976)

suggèrent que le SNC dispose d'une solution en réponse à cet apparent problème. Robinson et Wurtz (1976) ont observé chez le singe que des neurones du colliculus supérieur répondaient à un stimulus visuel qui traversait rapidement leur champ récepteur, mais ne répondait pas lorsque suite à un mouvement des yeux, un stimulus visuel identique mais stationnaire traversait ce champ récepteur. Cette distinction de codage neuronal d'une même stimulation visuelle montre que le SNC peut déterminer si les yeux étaient stationnaires ou en mouvement. En 1866, von Helmholtz avait utilisé le terme d'« effort of will »³ pour définir le signal permettant de percevoir les yeux comme étant en mouvement et donc de lever l'ambiguïté explicitée ci-dessus. A la même époque, la pensée de Wundt était aussi que la connaissance de nos mouvements était basée a priori sur des informations efférentes d'origine centrale plutôt qu'a posteriori grâce aux informations sensorielles périphériques. De manière intéressante, il a été proposé que ces signaux internes pouvaient être utilisés pour « annuler », au niveau du SNC, le déplacement de l'image de la cible sur la rétine pendant un mouvement des yeux afin de percevoir la cible comme stationnaire. En 1950, von Holst et Mittelstaedt ont proposé le concept de copie d'efférence, l'idée étant que le SNC qui génère les efférences pourrait utiliser des copies de ces efférences pour réaliser des estimations sur le mouvement à venir. Le concept de décharge corollaire proposé par Sperry (1950) illustre bien cette idée selon laquelle à la suite de l'envoi d'une commande motrice, des « copies » irradieraient le SNC. L'utilité d'une telle activité endogène est qu'elle pourrait permettre une anticipation des conséquences prévisibles des commandes motrices sans attendre de recevoir une information provenant des récepteurs sensoriels de la périphérie. Cette théorie sera spécifiquement discutée dans l'article 4 du chapitre expérimental dans le cadre du contrôle moteur du bras.

Concernant le système oculomoteur, la détermination de la position de l'œil dans l'orbite a été principalement attribuée à cette boucle interne par défaut. En effet, parce que la déviation passive de l'œil dans l'obscurité n'est pas perçue (Brindley et Merton 1960) ou que la désafférentation des muscles extra-oculaires d'un primate non humain n'a pas d'effet sur un pointage vers une cible visuelle (Lewis et al. 1998), le rôle de la proprioception d'origine extra-oculaire a été estimé négligeable par de nombreux auteurs, au bénéfice de la copie efférente. Brindley et Merton (1960) ont également observé que lorsqu'un œil était immobilisé, une tentative de mouvement oculaire par le sujet lui procurait une sensation de mouvement, probablement du fait de la commande envoyée. Skavenski (1972) a pu amener un argument plus direct en faveur de la copie d'efférence pour le codage de la position de

³ On peut penser que le terme « sens de l'effort » utilisé de nos jours dérive de cette notion

l'œil dans l'orbite. Dans l'expérience de Skavenski, la tâche des sujets était de maintenir la fixation monoculaire d'une cible visuelle, alors que l'œil était tiré vers le bas grâce à un poids constant. Les sujets ont perçu la cible plus haute que ce qu'elle était vraiment, ce qui suggère que l'augmentation de la commande motrice pour compenser la charge a influencé la localisation de la cible par le biais du codage de la position de l'œil. La définition du « pulse », “the period of near maximum activity which produces the high velocity of saccades despite the resistance of viscous friction : its duration and intensity determine the saccade amplitude” donnée par Becker (1989; P 16) montre comment la commande détermine la position finale de l'œil dans l'orbite. Ainsi, la connaissance seule de cette commande devrait permettre de coder le positionnement de l'œil dans l'orbite après la saccade. Robinson (1986) a d'ailleurs montré que cette position finale, ou échelon, était maintenue grâce à l'intégration, au sens mathématique du terme, de l'impulsion initiale.

De récents travaux de Duhamel et al. (1992) suggèrent que les signaux efférents pourraient être utilisés à d'autres fins que la localisation de l'œil dans l'orbite. Ces auteurs ont enregistré chez le singe des neurones du cortex pariétal déchargeant spécifiquement pour une région donnée lorsque la cible était fovéalisée, et ce peu importe la localisation de l'œil dans l'orbite (d'où la notion de champ récepteur rétinotopique). Lorsqu'un stimulus était présenté dans le champ récepteur des neurones étudiés, ceux-ci se mettaient à décharger 70 ms après l'apparition du stimulus. Lorsque la cible de fixation était déplacée, le singe devait réaliser une saccade pour la fovéaliser. Si il n'y avait pas de possibilité d'activation des champs récepteurs de façon prédictive, les neurones de ces champs devraient se mettre à décharger 70 ms après que la cible de fixation ait été fovéalisée. En fait, Duhamel et al. (1992) ont montré que les neurones se mettent à décharger juste avant (80 ms) que la saccade ne soit initiée vers la cible. Ces résultats suggèrent donc fortement qu'il y a eu une mise à jour de la représentation de l'espace par rapport au mouvement des yeux à venir. Les auteurs ont proposé que le SNC pouvait utiliser les signaux efférents (i.e. copie d'efférence ou décharge corollaire) déjà présents au niveau du cortex pariétal pour produire une estimation de là où les yeux allaient regarder, et donc de la conséquence rétinienne de la saccade.

Pour revenir à la question de la localisation de l'œil dans l'orbite, les modèles contemporains incluent désormais les signaux efférents et afférents. Bridgeman et Stark (1991) ont cherché à quantifier les contributions respectives de chacun de ces signaux en recourant à la méthode du « eye push ». Cette méthode consiste à modifier la position d'un œil masqué. Les sujets ne pouvaient alors voir une cible qu'avec l'autre œil. La méthode du « eye push » permet théoriquement de modifier les informations proprioceptives alors que les

signaux efférents demeurent inchangés. Bridgeman et Stark ont calculé que la copie d'efférence comptait pour 61% de l'estimation de la position de l'œil dans l'orbite. La contribution de la proprioception a été évaluée à 26%. On peut noter à ce propos que c'est Sherrington (1918) qui fut le premier à découvrir des récepteurs proprioceptifs au niveau des muscles extra-oculaires (décrits par Buisseret 1988). La découverte de ces récepteurs sensoriels fut à l'origine de l'hypothèse selon laquelle la position de l'œil dans l'orbite était codée proprioceptivement, en opposition au courant de pensée soutenant l'hypothèse efférente. Plus récemment, une série d'études menées par Gauthier et ses collaborateurs a de nouveau permis de mettre en évidence la contribution significative de la proprioception au mécanisme de localisation de l'œil dans l'orbite (Gauthier et al. 1990a, b, 1995). Si l'on analyse la contribution des signaux proprioceptifs et efférents au codage de la localisation de l'œil dans l'orbite proposée de l'étude de Bridgeman et Stark (1991), cette étude laisse suggérer que les signaux extra-rétiniens assumeraient « seulement » 87% du codage de la position de l'œil. Une possible explication est qu'une « troisième partie » pourrait contribuer à ce processus de localisation. Bien qu'a priori les signaux rétiniens ne devraient pas permettre de directement coder le positionnement de l'œil, une série d'études de Blouin et collaborateurs supportent l'hypothèse d'un rôle des signaux rétiniens dans la localisation de l'œil dans l'orbite (Blouin et al. 1995c, 2002, 2004). Les informations rétiniennes pourraient ainsi permettre de mieux calibrer ensemble les informations proprioceptives et efférentes.

1.1.6 Rôle des informations relatives à la localisation de la tête par rapport au tronc

Lorsque la cible est localisée par rapport à l'œil, que celui-ci est référencé par rapport à l'orbite, il est nécessaire de localiser la tête par rapport au tronc pour obtenir les coordonnées de la cible avec le tronc comme origine. La proprioception nucale permet de définir la situation de la tête par rapport au tronc (Karnath et al. 1994). Le système vestibulaire permet également de renseigner le SNC sur les mouvements de la tête et du corps (par déduction grâce à la connaissance des mouvements de la nuque : si le vestibule détecte un mouvement mais pas les récepteurs proprioceptifs nucaux, alors le tronc bouge avec la tête). Le système vestibulaire contribue donc à déterminer les coordonnées de la cible par rapport à la main (Blouin et al. 1998). De plus, alors que la proprioception ne renseigne que sur les coordonnées relatives des segments corporels, l'appareil vestibulaire informe également le SNC de la situation du corps dans l'espace. La contribution du système vestibulaire au contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle ne sera pas développée dans ce travail bien que nous l'ayons démontré récemment en utilisant des paradigmes de

stimulation galvanique vestibulaire et de rotation du corps (Bresciani et al. 2002a, b, c). En effet, tous les travaux qui seront présentés dans la partie expérimentale de cette thèse ont utilisé des protocoles où le corps des participants était immobile, minimisant ainsi la contribution vestibulaire au contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle de cible.

En conclusion de cette partie, nous avons vu que l'intégration d'une multitude d'informations sensorielles est nécessaire afin de localiser la cible dans un référentiel égocentré (voir à ce titre la figure 6). L'importance de la vision de la cible pour le contrôle des mouvements de bras sera présentée plus tard, à la fois dans le cadre théorique et les études 1 et 4 de la partie expérimentale. Toutefois, un exemple marquant montrant bien l'importance de cette information visuelle réside dans l'étude de patients ayant des lésions cérébrales et souffrant d'apraxie. Ces patients parviennent généralement bien à atteindre une tasse à café par exemple, mais démontrent une incapacité à réaliser le geste sur demande, sans que la tasse soit présente (par exemple lors de la visite chez un clinicien, qui lui demande « montrez-moi comment vous atteignez une tasse à café » ; Roy et Hall 1992). Cependant, selon un certain courant de pensée assumant un codage vectoriel des mouvements de bras (Rossetti et al. 1995 ; Sainburg et al. 2003 ; pour une revue, voir Desmurget et al. 1998), connaître l'emplacement de la cible ne suffit pas pour l'atteindre avec sa main et il faut également connaître la position initiale de la main pour savoir dans quelle direction lancer son mouvement. Pour évaluer la localisation de son bras, un sujet dispose normalement de la proprioception et de la vision (e.g. van Beers et al. 1996, 1999).

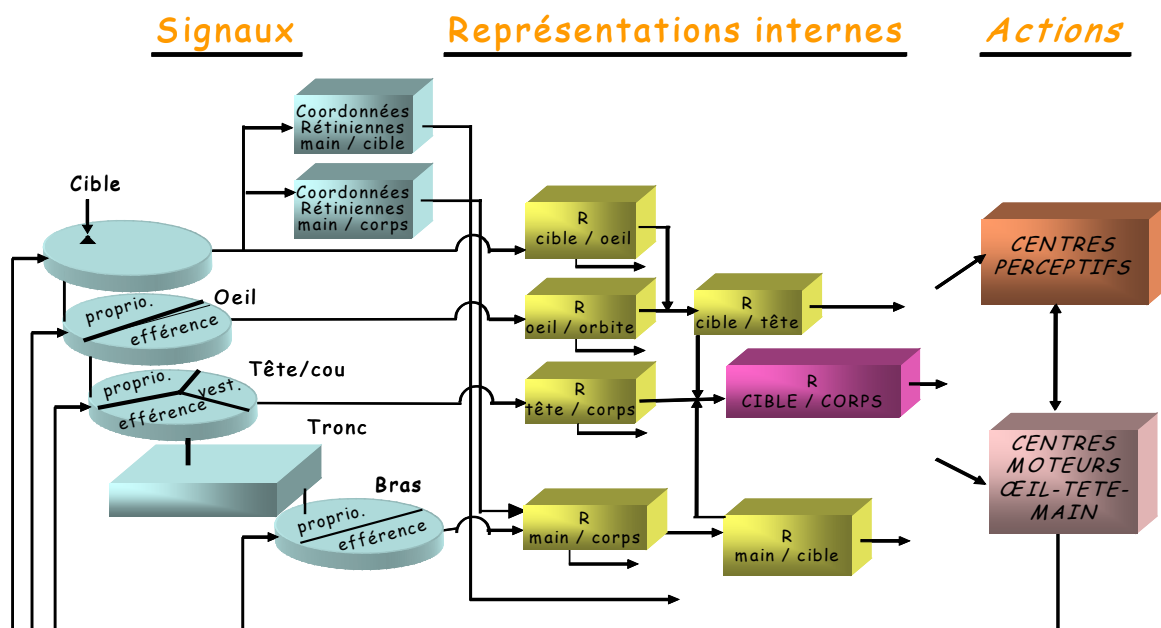


Figure 6 : Utilisation des informations afférentes et efférentes pour localiser la cible et divers segments corporels (Blouin 2003)

1.2 Comment localisons-nous notre main ?

1.2.1 La proprioception : une endo-entrée pour coder vitesse et position

Le SNC dispose d'un sens entièrement dévolu pour la localisation des segments du corps (Gandevia et Burke 1992 ; Matthews 1982). Ce sens propre au corps, la proprioception, est le sens de la position et du mouvement (Berthoz 1997 ; Pearson 2001)⁴. La proprioception est définie comme le « sens musculaire » par Sherrington (d'après une compilation de certains de ses écrits, parue en 1979) car ce sont principalement des récepteurs situés au niveau musculaire qui renseignent le SNC sur la localisation respective des segments corporels. Il y a notamment les organes tendineux de Golgi qui estiment la tension myotendineuse (liée à la force produite par la contraction musculaire), et les fuseaux neuro-musculaires qui déterminent la longueur (et les variations de longueur) des myofibres (pour revue, Pearson 2001). Les récepteurs articulaires, ligamentaires ou cutanés semblent aussi contribuer, bien que probablement à un degré moindre, au sens proprioceptif (Gandevia et Burke 1992 ; Matthews 1982 ; Pearson 2001). Les informations proprioceptives convergent vers les principaux centres moteurs responsables de la motricité volontaire. Elles empruntent les colonnes dorsales et le thalamus pour remonter au cortex somato-sensoriel et aux aires motrices. Elles se connectent également au cervelet, mais il ne semble pas y avoir de voie directe vers les ganglions de la base (Pearson 2001).

Cordo et al. (2000) ont récemment étudié la précision du sens proprioceptif lorsque le bras gauche est passivement déplacé à une vitesse inférieure au seuil perceptif de déplacement du bras (2°/min ou 2 cm/min). Ainsi, alors que les sujets n'étaient pas capables de détecter consciemment le déplacement continu du bras gauche, ils parvenaient à pointer précisément avec la main droite (libre) à la position de la main gauche. Les travaux récents de Cordo et al. (2000), Desmurget et al. (2000) ou encore de van Beers et al. (1998) qui ont mis en évidence la précision du sens proprioceptif peuvent donc laisser suggérer une contribution importante de la proprioception au contrôle des mouvements d'atteinte manuelle, qui cependant sera spécifiquement discutée ultérieurement.

⁴ On peut dire que les informations proprioceptives permettent localiser un membre en position statique (on parlera alors de statesthésie) ainsi qu'en mouvement (kinesthésie) (Paillard et Beaubaton 1978).

1.2.2 La vision : une exo-entrée permettant aussi de coder vitesse et position de la main

Par le même processus explicité précédemment d'intégration des informations rétinienne et extra-rétinienne (au sens large cette fois-ci, i.e. en incluant tous les récepteurs proprioceptifs du corps, ainsi que toutes les efférences motrices), la localisation de la main avant le mouvement peut être déterminée visuellement, comme tout autre objet. Selon les travaux de Paillard et collaborateurs (Paillard 1980, 1982, 1996 ; Paillard et Amblard 1985), le système visuel pourrait utiliser des signaux de vitesse et de position de la main, une idée qui a reçu un nouveau support expérimental avec une récente étude de Saunders et Knill (2004). Comme nous l'avons avancé lors du rappel sur le système visuel, les bâtonnets, présents en majorité dans la périphérie de la rétine, semblent avoir des capacités spécifiques pour analyser le mouvement d'un objet tel que celui de la main lorsqu'elle est utilisée pour atteindre un objet. Une analyse plus détaillée sera proposée plus tard dans ce manuscrit, mais il apparaît d'ores et déjà tentant de proposer que d'un autre côté, le système de vision centrale soit responsable pour le codage du positionnement de la main.

1.2.3 Comment vision et proprioception sont utilisées ensemble pour coder le positionnement de la main avant l'initiation d'un mouvement d'atteinte manuelle?

Pour évaluer la position de la main avant l'initiation d'un mouvement d'atteinte manuelle, un sujet dispose normalement de la proprioception et de la vision, ce qui mène à la question de savoir comment le SNC combine des informations provenant de différentes sources afin de réaliser un mouvement dirigé vers une cible. La compréhension de l'intégration multi-sensorielle est d'une importance fondamentale car dans la vie de tous les jours, il y a une abondance d'informations provenant de divers sens et les utiliser pour obtenir une représentation unique et cohérente est une tâche que le SNC doit continuellement réaliser. Ainsi, le fait que l'on puisse diriger précisément son regard vers une stimulation tactile appliquée sur le corps indique que les représentations internes de localisation (certains préféreront parler de cartes) sont efficacement interconnectées. Concernant spécifiquement la localisation de la main dans l'espace, l'importance de la vision de la main avant de pointer a été mise en évidence dans de nombreuses études (Bédard et Proteau 2001 ; Desmurget et al. 1995, 1997 ; Prablanc et al. 1979a; Rossetti et al. 1994). Ces travaux font état d'une diminution des erreurs de pointage lorsque le sujet peut voir sa main juste avant le début du mouvement, en comparaison à une condition où il ne peut la voir. La vision permettrait donc

de mieux localiser sa main avant le mouvement, ce qui favoriserait la précision des gestes. En fait, des expériences ayant recours au paradigme de déviation prismatique du champ visuel (provoquant ainsi un conflit entre la vision et la proprioception) ont montré que les sujets remettaient peu en question le sens de la vision (notion de capture visuelle, Hay et al. 1965). En effet, lorsque les sujets étaient interrogés sur le positionnement de leur main, les estimations étaient fortement localisées du côté de la main visuellement perçue.

On peut également rapporter l'exemple de l'effet de la vision de la main lorsque une vibration tendineuse est appliquée sur l'un des muscles d'un bras immobile, tel que le biceps ou le triceps. Lorsque les sujets ont les yeux fermés, la vibration d'un muscle aura tendance à générer l'illusion que le bras est en mouvement, comme si le muscle vibré était étiré (Redon et al. 1991 ; Sittig et al. 1987). Toutefois, dans le cas où la vision du membre est disponible, l'illusion est fortement réduite et bien souvent annihilée (Craske 1977 ; Feldman et Latash 1982 ; Goodwin et al. 1972 ; Lackner et Levine 1979 ; Lackner et Taublieb 1984). Ainsi de nombreuses études ont suggéré une dominance de la vision sur la proprioception lorsque ces deux sens étaient disponibles simultanément. En conséquence, la proprioception était perçue comme un sens assez flou, peu précis, de la localisation des segments corporels. Toutefois, comme le fait remarquer Paillard (1986, P 177), il serait certainement peu raisonnable de considérer l'extrême subtilité d'organisation du système proprioceptif comme un luxe sans utilité réelle.

Quels sont les éléments suggérant une contribution significative de la proprioception au processus de localisation de la main (statique) dans l'espace ? Rossetti et al. (1995) ont utilisé des prismes qui induisaient une déviation de 9° vers la droite de la position visuellement perçue de la main par rapport à la main réelle en position de départ. Cependant, la position de la cible située à droite de la main était correctement perçue puisqu'elle n'était pas vue à travers les prismes. Rossetti et al. (1995) ont trouvé que les erreurs observées en fin de pointages (réalisés sans vision de la main) correspondaient à 33% du déplacement du champ visuel induit par les prismes. Ceci démontrait d'une part l'importance de la détermination de la position initiale de la main dans la précision du geste, puisque celle-ci avait été influencée par une manipulation de l'information visuelle de la position de départ de la main. Ce résultat suggéra également que la proprioception ainsi que la vision étaient utilisées dans les processus de localisation de la main. En effet, il est intéressant de remarquer que dans l'expérience de Rossetti et al. (1995), l'information visuelle n'a pas été totalement prise en compte et que l'information proprioceptive n'a pas totalement été négligée au profit de la vision (ce qui a également été observé par Goodbody et Wolpert 1999; Pennel et al. 2003).

Cette étude supporte donc la notion d'intégration multi-sensorielle en ce qui concerne la détermination du positionnement de la main avant l'initiation d'un mouvement. On peut présumer que la détermination de l'emplacement de la main grâce à la vision et à la proprioception offre une représentation interne plus précise qu'une représentation basée sur la seule proprioception dont le caractère labile a pu être observé dans plusieurs études (Brown et al. 2003; Paillard et Brouchon 1968; Helms Tillery et al. 1991; Wann 1991; Wann et Ibrahim 1992).

Un modèle particulièrement intéressant a été proposé par van Beers et al. (1996; 1998; 1999; 2002b) car il indique comment vision et proprioception de la main peuvent être intégrées au sein du SNC. Les auteurs ont appelé leur modèle « modèle d'intégration optimale » car les deux modalités sensorielles sont intégrées en fonction de leur précision (ou de leur variabilité), qui serait également fonction du positionnement de la main dans l'espace (ce dernier point ayant été également mis en évidence dans les travaux de Haggard et al. 2000; Mon-Williams et al. 1997; Plooy et al. 1998). Ainsi, le point de vue selon lequel à la fois les informations visuelles et proprioceptives contribuent significativement au codage de la position de la main a récemment reçu un large support expérimental, contrairement aux études préexistantes rapportant l'imprécision du sens proprioceptif et la domination de la vision. Théoriquement, il apparaît logique de penser qu'une intégration multi-modalitaire permet une localisation plus précise que celle qui ne serait issue que d'une seule modalité (Brown et al. 2003; Desmurget et al. 1995, 1997; Paillard et Brouchon 1968; Prablanc et al. 1979a; Wann 1991; Wann et Ibrahim 1992). Le lieu de cette intégration pourrait se situer au niveau du cortex pariétal. En effet, nous pouvons citer à titre d'exemple les résultats de Graziano et collaborateurs qui ont montré, chez le singe, que certains neurones du cortex pariétal (et du cortex ventral prémoteur) répondaient à la fois à des stimulations tactiles et visuelles (Graziano 1999 ; Graziano et al. 1994, 2000 ; voir aussi Duhamel et al. 1998).

Section 2 - Initiation d'un mouvement d'atteinte manuelle vers une cible visuelle

Une fois que cible et main sont localisées, comment sont initiés les mouvements d'atteinte ?

Nous savons qu'une population de neurones va « envoyer » des potentiels d'action qui seront relayés jusqu'à atteindre les muscles responsables de la motricité du bras et provoquer leur contraction. Toutefois quels sont les mécanismes permettant de mettre en action l'intention de mouvement? Nous verrons comment les commandes motrices initiales sont générées et l'importance capitale de ces commandes pour que l'objet soit atteint lorsque les contraintes spatio-temporelles sont fortes. Toutefois, c'est la possibilité de modifier ces efférences (ou d'en ajouter d'autres), l'objet d'étude principal de cette thèse, qui sera plus largement évoqué dans la troisième section de ce chapitre.

Historiquement, Woodworth (1899) fut un pionnier dans sa tentative d'explication du contrôle des mouvements dirigés de bras. Son modèle, encore largement cité aujourd'hui, prédit qu'une première partie du mouvement, la phase dite de transport, vise à diriger la main à proximité de la cible. Elle serait réalisée plutôt rapidement, d'où son imprécision (conflit vitesse-précision, voir aussi Fitts 1954) et ne nécessiterait pas que le membre soit vu puisque cette impulsion initiale ne serait pas modifiable. La seconde phase, qualifiée de phase d'approche, consisterait à guider visuellement la main précisément sur la cible (Woodworth 1899). Ainsi l'auteur de ce long monographe sur le contrôle moteur distinguait déjà les deux principaux types de processus impliqués dans la réalisation de mouvements dirigés : les mécanismes proactifs et rétroactifs, qui seront explicités plus en détail par la suite.

Dans une contribution majeure à l'étude du contrôle de mouvements de bras, Keele (1968) a proposé le concept de programme moteur, qui permettrait à un mouvement d'être réalisé sans rétroaction d'origine périphérique. Ainsi, un modèle uniquement proactif (« en boucle ouverte ») pourrait permettre la réalisation d'un mouvement. Cette théorie survint peu après la traduction des écrits de Bernstein (1967), où l'on pouvait lire (P 37) :

« there exists in the central nervous system exact formulae of movements or their engrams and [...] these formulae or engrams contain in some form of brain trace the whole process of the movement in its entire course in time »

Des expérimentations où des sujets désafférentés parvenaient à pointer relativement précisément sans la vision de leur membre questionnent effectivement le caractère indispensable des retours d'informations sensorielles dans le contrôle de mouvement (e.g. Bard et al. 1999; Ghez et al. 1995; Lashley 1917; Messier et al. 2003; Polit et Bizzi 1979). On

notera également que les délais physiologiques inhérents aux boucles de rétroaction sensorielles périphériques⁵ pourraient remettre en cause leur utilisation pendant la réalisation d'une habileté motrice (Schlag et Schlag-Rey 2002). Toutefois, même si ce concept est séduisant pour l'interprétation de nombreux résultats expérimentaux, il est difficile de mettre directement en évidence un programme moteur.

Une critique fréquemment formulée à l'égard de la théorie du programme moteur a été le « problème du stockage ». Pour illustrer ce problème, nous pouvons utiliser l'étude de McNeillage (1970). Celui-ci a montré que la langue anglaise était composée de plus de 100 000 sons différents. Selon la théorie du programme moteur, cela pourrait impliquer qu'autant de programmes moteurs doivent exister pour activer les muscles mandibulaires de manière spécifique pour produire chacun de ces sons. Concernant plus spécifiquement le contrôle de mouvements de bras, on peut dire que l'on peut atteindre un objet posé sur la table selon une infinité de trajectoires, avec une infinité de temps de mouvement ou de profils de vitesse. Comment le système peut-il dans ce cas stocker, et retrouver en mémoire, les trajectoires correspondant à l'ensemble des mouvements possibles ? Même si on écarte l'argument, peu convaincant, d'un système à capacité limitée, il demeure que la règle « un mouvement = un programme » apparaît peu probable compte tenu des lois d'économie propres aux systèmes vivants. Ces considérations ont amené Schmidt (1975) à proposer le concept de programme moteur généralisé (PMG) et la théorie du schéma. Selon cette théorie, la réalisation d'un mouvement s'effectuerait sur la base d'un schéma qui représenterait un programme moteur de base, commun à toute une classe de mouvements (caractérisés par des invariants) dont seulement quelques paramètres resteraient à régler. Un des aspects qui a pu rendre ce concept séduisant est qu'il respectait le principe d'économie généralement observable chez les systèmes vivants, en accord avec Bernstein (1967) qui proposait que les réponses motrices étaient contrôlées selon un ensemble de règles générales. Ainsi réaliser des mouvements qui diffèrent uniquement de par leur durée reviendrait à effectuer un même mouvement dont seul le paramètre « Durée d'exécution » serait à ajuster. Notons que ce concept de PMG a permis également d'expliquer assez simplement les résultats démontrant un transfert inter-segmentaire de certaines habiletés motrices. On prendra l'exemple marquant rapporté par Wing (2000) selon lequel lorsque des sujets devaient écrire en tenant un stylo avec leur main ou avec leur pied, de frappantes similitudes étaient observées, d'où le concept d'invariance.

⁵ Notons que, malgré l'existence irréfutable de ces délais, les termes de contrôle en ligne ou contrôle en temps réel demeurent classiquement utilisés comme nous le verrons plus en détail en section 3

Dans ce contexte « centraliste », quel est le rôle des informations sensorielles périphériques dans le contrôle moteur ? Parce que notre expérience quotidienne nous suggère fortement que nous sommes plus précis lorsque nous réalisons nos mouvements en condition de vision (par rapport à l'obscurité), il peut sembler évident que les afférences visuelles, mais également d'autres, contribuent au contrôle du mouvement. En réponse au modèle de Keele suggérant la possibilité d'un contrôle en boucle ouverte, Crossman et Goodeve (1963/1983) ou encore Adams (1971) ont proposé des modèles « en boucle fermée », i.e. principalement basés sur les boucles de rétroaction. Aujourd'hui, un modèle « hybride » est généralement accepté. Les deux modalités de contrôle proactif et rétroactif du mouvement participeraient donc significativement, et de manière complémentaire, au contrôle des mouvements.

Le concept de modèle interne, utilisant des signaux efférents pour réaliser des prédictions, va ultérieurement être intégré à ce modèle hybride (Wolpert et al. 1995 ; voir aussi Desmurget et Grafton 2000, dont le modèle est reproduit en figure 7). En effet, comme nous l'avons vu précédemment, le SNC pourrait utiliser la copie efférente pour estimer l'effet de la commande, après une période d'apprentissage. Cette boucle, interne, de rétroaction aurait alors une fonctionnalité similaire à la boucle de rétroaction sensorielle périphérique, avec l'avantage de délais significativement moindres.

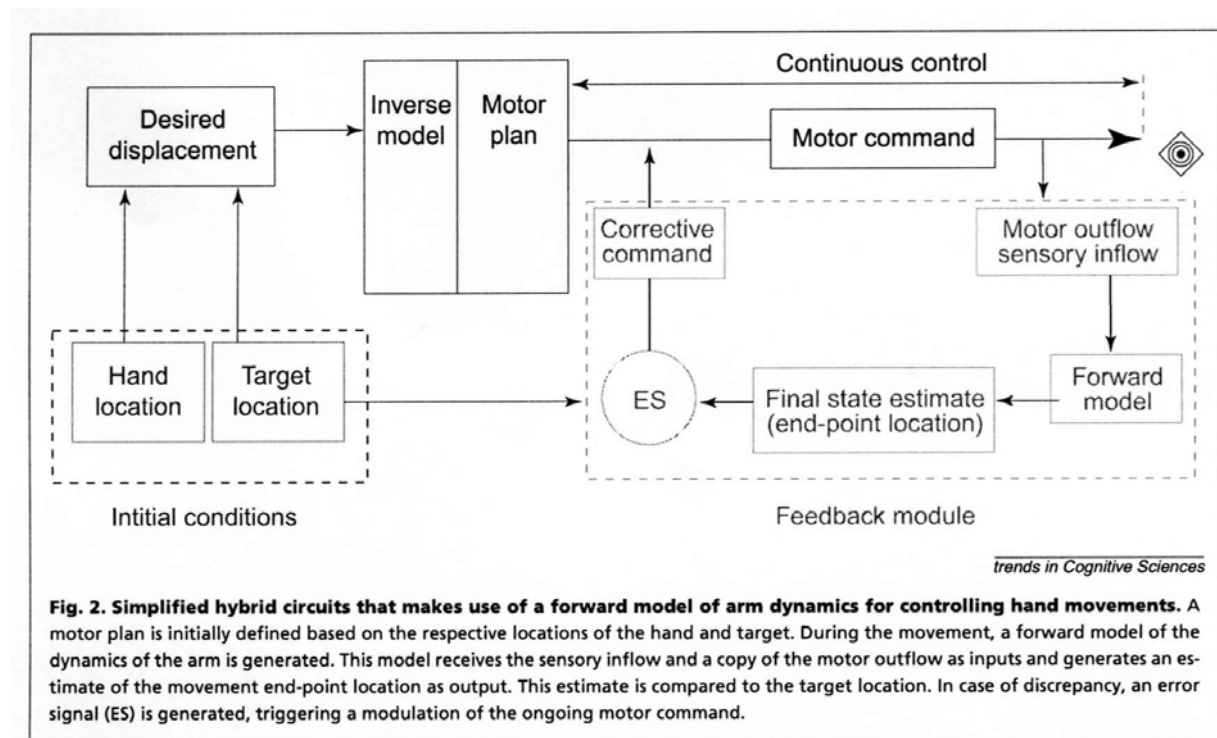


Fig. 7 : Modèle de Desmurget et Grafton 2000 (P425)

2.1 L'importance de l'estimation de la position initiale du bras et son implication dans les théories du contrôle moteur

Comme le suggèrent Desmurget et Grafton (2000), il nous faut une façon de définir le déplacement voulu pour pouvoir réaliser un mouvement de bras vers une cible. Un problème non encore résolu dans le domaine du contrôle de mouvements finalisés concerne le mode de codage des mouvements. En effet, qu'est ce qui est spécifié par les commandes motrices ? Nous verrons que deux hypothèses s'opposent concernant ce codage, vu en terme de :

- (1) position finale à atteindre (seul un point précis sur une carte spatiale interne pourrait être utilisé)
- (2) codage vectoriel (le mouvement serait représenté comme un vecteur, défini par une direction et une amplitude)

2.1.1 L'hypothèse du contrôle de la position finale

L'objectif de ce paragraphe n'est pas de recenser et d'expliquer les diverses versions proposées pour expliquer le contrôle de la position finale d'un mouvement. L'idée est simplement de présenter le principe fondamental de la théorie. Il a été proposé que les mouvements pourraient être réalisés en ne spécifiant au niveau central que la position finale des segments à atteindre. Ainsi le SNC n'aurait à spécifier que le rapport longueur-tension pour chaque muscle impliqué dans le mouvement nécessaire pour que la main atteigne son but. L'avantage de cette théorie est un coût amoindri pour le SNC, qui aurait moins de « calculs » à réaliser.

En 1979, Polit et Bizzi ont publié des faits expérimentaux illustrant bien cette hypothèse également dite « du point d'équilibre ». Des primates non humains, normaux ou désafférentés, devaient pointer à des cibles visuelles présentées aléatoirement dans l'obscurité, sans vision de leur bras. Le schéma du dispositif est illustré en figure 8.

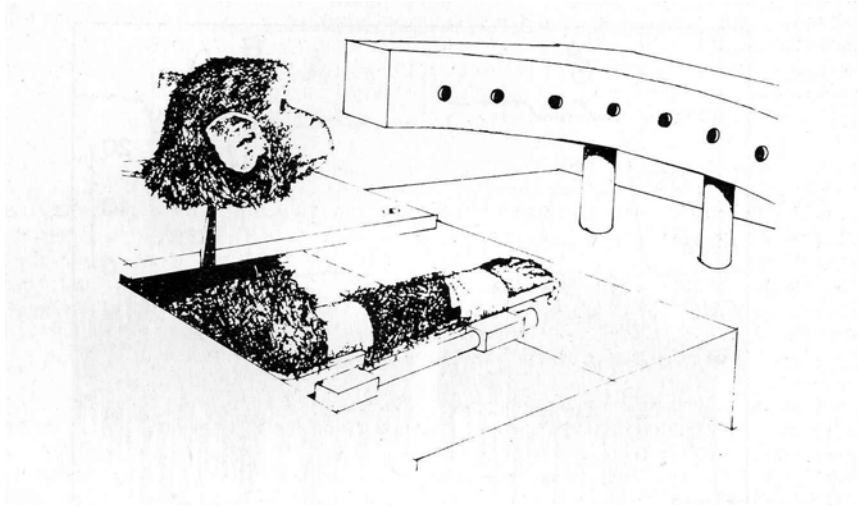


Fig. 8 : Schéma du dispositif de Bizzi et al. (1979) avec le singe (d'après Bizzi 1980)

Dans certains essais, la position initiale de la main était passivement modifiée juste avant le début du mouvement. Même chez les singes désafférentés, qui n'avaient donc plus d'afférences pour détecter la perturbation, les auteurs n'ont pas observé de diminution de la précision, i.e. que les primates pointaient au même endroit, d'où la notion d'équifinalité. Des résultats similaires ont été trouvés lorsqu'une perturbation était appliquée au début du mouvement. Polit et Bizzi (1979) ont alors suggéré que les mouvements étaient définis à partir de la sélection d'un point d'équilibre au niveau des contractions musculaires. La détermination ainsi réalisée de la position finale de l'effecteur ne nécessitait pas de connaître la configuration initiale du système moteur. Cette théorie a reçu un certain nombre de supports expérimentaux (Kelso 1977 ; Kelso et Holt 1980). Par exemple, Graziano et al. (2002) ont récemment montré qu'une stimulation corticale au niveau des aires motrices pouvait amener le bras à une même posture, indépendamment de la position de départ.

La généralité d'un tel modèle a toutefois été remise en cause par de nombreuses expériences, pour certaines présentées dans la section suivante. En fait, les études qui supportent l'hypothèse du point d'équilibre ont plutôt utilisé comme tâche des mouvements monoarticulaires, alors que les études où des mouvements pluriarticulaires étaient réalisés ont souvent supporté l'hypothèse alternative présentée ci-après. De plus, Bizzi et collaborateurs n'ont pu répliquer leurs résultats dans une expérience subséquente (Bizzi et al. 1984), les menant à proposer un nouveau modèle et à relativiser quelque peu les résultats observés précédemment. Enfin, Taub et al. (1975), en travaillant avec des singes dont les membres supérieurs étaient désafférentés et qui devaient pointer à des cibles visuelles, avaient remarqué pour deux singes sur quatre qu'ils avaient utilisé une position de départ préférentielle et que la

posture finale de chaque mouvement de pointage était toujours la même. Une autre observation a été que le singe rétractait rapidement son bras pour que celui-ci frappe son torse (non désafférenté). Ceci a pu permettre au singe de localiser sa main avant de pointer. Dès lors, il est possible que d'autres stratégies ou mécanismes d'apprentissage aient pu influencer les résultats obtenus par Polit et Bizzi (1979). De nombreux travaux suggèrent en effet que la localisation de la main avant l'initiation d'un mouvement est importante pour la précision de ce mouvement.

2.1.2 Un codage vectoriel du mouvement

Nous avons déjà vu que la détermination de la position de départ de la main affectait significativement les caractéristiques du mouvement chez des sujets normaux. Les études menées notamment par Prablanc et Desmurget ont en effet montré que le fait de voir sa main avant le mouvement était significativement bénéfique à la précision du pointage de sujets sains (Desmurget et al. 1995, 1997 ; Prablanc et al. 1979a). Les auteurs ont conclu que la combinaison de la vision et de la proprioception permettait d'optimiser le processus de localisation de la main. Ghez et al. (1995) ont également observé que la vision de la main en position statique avant le mouvement résultait en une meilleure précision chez des patients désafférentés. De tels résultats vont dans le sens selon lequel la position de la main doit être évaluée préalablement pour effectuer un mouvement précis. De la validité de cette localisation initiale dépend en partie la précision du pointage. Il a été proposé que cette augmentation de la précision finale soit due à une supériorité du codage intra-modalitaire (visuel uniquement) par rapport à un codage inter-modalitaire (visuo-proprioceptif). Ainsi, il pourrait être plus simple d'estimer le mouvement à parcourir sur la base de la seule information rétinienne donnant directement l'écart entre la main et la cible. Une étude de Desmurget et al. (1997) constitue cependant un élément tendant à infirmer cette hypothèse.

Desmurget et al. (1997) ont demandé à leurs sujets de pointer avec leur main droite à une cible visuelle ou à leur main gauche, non visible. Dans cette dernière condition, la main et la cible « proprioceptive » ne pouvaient être vues simultanément. Les auteurs ont observé une meilleure précision des pointages vers une cible « proprioceptive », non vue, lorsque la main droite pouvait être vue avant l'initiation du mouvement, comparé à lorsque la main droite ne pouvait être vue en position de départ. Ces résultats indiquent donc que la meilleure précision des pointages est due à la meilleure localisation initiale de la main plutôt qu'à la possibilité de voir la main et la cible avant le début du mouvement lorsque la cible est visuelle. En

complément, une récente étude psychophysique a montré que l'erreur de pointage était liée en partie à l'erreur commise lors de l'évaluation de la position initiale de la main (Vindras et al. 1998). En effet, lorsque les sujets devaient pointer à une cible visuelle dans l'obscurité sans que la main ne puisse être vue en position de départ ou pendant le mouvement, une erreur de pointage était observée. Lorsque les sujets devaient indiquer la localisation de leur main en position de départ, il a été observé que l'erreur était fortement corrélée avec les erreurs de pointage, ce qui suggère que l'erreur motrice obtenue à la suite de pointages réalisés sans vision de la main pourrait refléter, du moins en partie, l'estimation biaisée de la position initiale de la main.

Pour tester l'hypothèse d'un codage vectoriel des mouvements, de nombreux auteurs ont employé une autre méthode qui consiste à altérer les informations relatives à l'état initial du système moteur. Ainsi, il a été observé que lorsque une vibration était appliquée pendant 10 s au biceps jusqu'à ce qu'un signal indique d'effectuer le mouvement de flexion du coude (dans l'obscurité), les sujets ne parvenaient pas à être aussi précis dans leur tâche de pointage que lorsque il n'y avait pas de vibration (Larish et al. 1984). Les résultats de Larish et al. (1984) indiquent donc qu'il est important de bien pouvoir déterminer le positionnement de départ de la main avant de réaliser le mouvement, et que la proprioception contribue significativement à cette localisation initiale. Comme nous l'avons vu précédemment, Rossetti et collaborateurs ont utilisé des prismes pour déplacer l'image visuelle de la main (Rossetti et al. 1995). Les sujets devaient pointer à une cible visuelle, qui était présentée hors du champ visuel altéré. La cible était donc vue normalement. Seule la main était vue à travers les prismes, et ce uniquement avant le pointage. Alors que l'image visuelle de la main différait de 9° de la position réelle de la main, les sujets n'ont pas consciemment perçu de conflit. Le point important de cette étude est que le biais introduit par les prismes (en position de départ uniquement) a entraîné une modification de l'erreur finale de pointage (Rossetti et al. 1995). Rossetti et collaborateurs ont donc montré que le processus de localisation initiale de la main devait être impliqué dans la préparation d'un mouvement, supportant la théorie du codage vectoriel du mouvement.

Les expériences précitées ont montré que la précision d'un mouvement de bras était liée à l'appréciation de l'état initial du système moteur. Ceci tend à indiquer que c'est bien une amplitude et une direction qui sont à définir pour la réalisation d'un mouvement. La conclusion à laquelle sont arrivés Nougier et al. (1996) est également que le SNC coderait une amplitude de mouvement plutôt qu'une position (ou une posture) finale. En étudiant le cas de deux patients proprioceptivement désafférentés, Nougier et al. (1996) ont pu étudier le

contrôle de mouvements de va-et-vient sans afférences sensorielles (en supprimant toutes informations visuelles relatives à la localisation de la main). Dans la première expérience dans laquelle seule une patiente a pris part, la tâche des sujets était de réaliser des pronations et des supinations du poignet vers des cibles visuelles présentées à -30° (pronation) et $+30^\circ$ (supination). Une série de pointages successifs devait être réalisée sans que l'erreur terminale d'un mouvement ne puisse être évaluée puisque la patiente était dépourvue d'informations visuelles et proprioceptives de sa main. Etant donné que la position terminale d'un mouvement servait de position de départ pour le mouvement suivant :

- la théorie du codage vectoriel prédisait que l'amplitude des mouvements des patients devait rester relativement constante au fil de l'expérience. Cette prédiction pouvait être accompagnée d'une augmentation des erreurs de pointage vers les cibles. En effet, l'erreur terminale du premier mouvement (non détectée) pouvait induire une erreur de localisation initiale de la main pour le second mouvement, ce qui aurait pu influencer l'erreur terminale de ce pointage, et ainsi de suite...
- l'hypothèse du point d'équilibre prédisait, en complète opposition, que les erreurs terminales devaient être similaires, puisque elles ne devraient théoriquement pas être affectées par un cumul des erreurs de pointage/localisation initiale de la main

Les résultats de l'étude de Nougier et al. (1996) ont montré que la patiente désafférentée ne réalisait pas plus d'erreurs en amplitude que les sujets sains « contrôles », en accord avec la seule théorie du codage vectoriel. De plus, la patiente réalisait significativement plus d'erreurs spatiales que les contrôles. Nougier et al. (1996) ont conclu que la patiente n'a pu compenser les erreurs d'amplitude / de localisation initiale de la main à chaque mouvement, ce que les sujets sains pouvaient faire grâce à leur proprioception.

L'expérience 3 de l'étude de Nougier et al. (1996) apporta une démonstration encore plus nette en faveur de la théorie vectorielle du contrôle du mouvement: pour certains mouvements, un frein mécanique empêchait la pronation ou la supination du mouvement à produire vers les cibles situées à -20° ou $+20^\circ$. Les patients ne pouvaient ni voir ni sentir cette perturbation. N'ayant pas bougé de sa position de départ pour le premier mouvement, la main était donc déjà à la position cible du second mouvement. Quelles sont les prédictions ?

- la main ne devrait pas bouger selon l'hypothèse du point d'équilibre
- un second mouvement d'une amplitude théorique de 40° devrait être réalisée selon la théorie d'un codage vectoriel

Nougier et al. (1996) ont systématiquement observé un mouvement comme prédit par la théorie du codage vectoriel, supportant une nouvelle fois cette hypothèse. Nous ne nous lancerons pas dans une revue exhaustive des études supportant la théorie du codage vectoriel car le débat codage vectoriel vs point d'équilibre a entraîné une somme considérable de publications sans que pourtant un consensus ne soit effectif aujourd'hui. Simplement, nous mentionnerons encore que de nombreuses études comportementales comme celle de Day et Marsden (1982) ont infirmé la théorie du point de l'équilibre au profit de la théorie vectorielle. De plus, il y a de forts arguments suggérant que l'amplitude et la direction soient contrôlées par des processus différents. De nombreuses études comportementales supportent ainsi cette hypothèse (Bard et al. 1990; Blouin et al. 1993c; Bonnet et al. 1982; Desmurget et al. 2003a, b; Fleury et al. 1994; Ghez et al. 1993; Gordon et al. 1994; Larish et Frekany 1985; Rosenbaum 1980; Soechting et Flanders 1989; Vindras et Viviani 1998). Des études utilisant la technique d'électrophysiologie supportent également l'hypothèse qu'amplitude et direction sont des paramètres contrôlés, de façon distincte, par le SNC (Fu et al. 1993, 1995; Messier et Kalaska 2000; Riehle et Requin 1989 ; Turner et Anderson 1997). L'apport de Georgopoulos et ses collaborateurs a par exemple été très important dans ce domaine (e.g. Georgopoulos 1986; Georgopoulos et al. 1983; Kettner et al. 1988; Schwartz et al. 1988). En conclusion sur ce point, lorsque ces faits expérimentaux sont considérés dans leur ensemble, il semblerait qu'un mouvement soit planifié selon une amplitude et une direction.

Dans le cadre de la théorie du codage vectoriel, la direction et l'amplitude du mouvement requis sont estimées à partir de la localisation de la cible et du bras. La transformation d'un déplacement requis de la main dans l'espace en un plan moteur doit donc être inférée et l'idée qu'un modèle inverse réalise cette transformation a été proposée (Desmurget et Grafton 2000 ; Jordan 1996 ; Wolpert et Kawato 1998). De nombreux auteurs ont suggéré que le cervelet pouvait réaliser ces calculs de dynamique inverse (e.g. Kawato 1999 ; Miall et al. 1993 ; Wolpert et al. 1998). D'autres études de Day et al. (1998) et de Bastian et al. (1996) suggèrent également une contribution déterminante du cervelet dans la génération des commandes motrices.

2.2 Mécanismes proactifs (« feedforward »)

« The concept of a motor program may be viewed as a set of muscle commands that are structured before a movement sequence begins, and that allows the entire sequence to be carried out uninfluenced by peripheral feedback »

S. W. Keele (1968), P 387

Dans un article qui a largement influencé la population scientifique étudiant le contrôle du mouvement, Keele (1968) a argumenté pour la fonctionnalité d'un programme moteur. Les trois raisons principales supportant le concept de programme moteur étaient que :

- des mouvements coordonnés peuvent être réalisés en l'absence complète de rétroactions sensorielles périphériques
- des mouvements coordonnés peuvent être réalisés même si ils sont réalisés dans un temps trop court pour permettre aux boucles de rétroactions d'agir sur le mouvement en cours (exemple du direct en boxe)
- plus un mouvement est complexe à réaliser, plus le temps dit « de programmation » est élevé (Hick 1952 ; Hyman 1953)

Rappelons que Woodworth avait, dès 1899, proposé qu'une majeure partie du mouvement n'était due qu'aux commandes motrices initiales. De plus, Lashley (1951) avait suggéré que de tels mécanismes proactifs étaient nécessaires pour des mouvements rapides. Prenant l'exemple des pianistes, dont les mouvements des doigts durant environ 60 ms seraient enchaînés extrêmement rapidement, Lashley a exclu que des afférences sensorielles puissent participer au contrôle de ce genre de mouvements. En 1983, Zelaznik et al. reprenaient:

« The argument in support of motor programs is straightforward: If the processing of feedback requires more time than the duration of the movement, a motor program must have controlled the movement sequence. » (P218)

Cette constatation utilise donc la notion de limitation dans le traitement de l'information, particulièrement dans le temps nécessaire à ce traitement. Pour mieux comprendre comment un mouvement peut être contrôlé sans être influencé par des boucles de rétroaction, quelques notions simples de cybernétique peuvent être utiles (pour une revue, Di Stefano et al. 1967).

L'apport de la cybernétique

L'utilisation de concepts technologiques dans les sciences biologiques a été accrue depuis le XVIIIème siècle. L'explosion technologique liée à la Deuxième Guerre Mondiale a fait qu'aux notions empruntées à la mécanique ou à l'électricité s'est ajoutée une série de concepts dérivés de l'informatique et de la cybernétique (science de la communication au sein d'un système considéré). En ce sens, la compréhension du contrôle moteur a pu bénéficier des notions de « programme » ou de « boucles de rétroaction » qui, indépendamment des choix théoriques qu'elles supposent, ont l'avantage de proposer des concepts compréhensibles et utilisables pour mieux appréhender le fonctionnement du SNC.

Tout d'abord, constatons qu'un système est défini comme un arrangement de composants (physiques, biologiques, chimiques, mécaniques...) connectés de manière à agir comme un tout, i.e. à produire une fonction. La dénomination de *système* nerveux central apparaît dès lors fortement supportée par une telle définition. Précisons ensuite que le mot "contrôler" signifie réguler, diriger ou commander. Ainsi, un système de contrôle est un arrangement de composants physiques connectés de manière à réguler, diriger ou commander son propre fonctionnement ou le fonctionnement d'un autre système. On comprend dès lors pourquoi la cybernétique⁶ a tant influé le champ des neurosciences, le SNC étant l'entité contrôlant le système musculaire responsable de l'action sur les leviers osseux pour produire nos mouvements. Le SNC est donc l'interface entre l'environnement et l'organisme et doit permettre à ce dernier de produire des actes adaptés aux conditions environnementales. Il remplit sa fonction de contrôleur en gérant une relation entre des entrées déjà présentées au début du manuscrit et des sorties notamment motrices.

En terme de cybernétique, on considérera une **entrée** comme un stimulus ou une excitation appliquée à un système de contrôle pouvant engendrer de la part de ce système une réponse spécifique. Nous considérerons indifféremment l'intention d'atteindre volontairement un objet déjà présent dans l'espace de préhension et l'apparition d'une cible visuelle (déclenchant en réaction une intention) comme entrée du système considéré dans le présent manuscrit.

Une **sortie** est une réponse réelle fournie par le système de contrôle. Elle peut être ou ne pas être égale à la réponse désirée, i.e. celle qui devrait émerger de la combinaison de l'entrée et des caractéristiques du système (sa fonction de transformation).

⁶ Cybernétique vient du grec kubernetes qui veut dire pilote. Wiener définira cette science comme « la théorie de la commande et de la communication dans la machine et dans l'animal ».

Le but du système de contrôle est d'identifier l'entrée et de définir la sortie. Si l'entrée et la sortie sont données, il est donc possible de définir les lois de contrôle (ou la fonction de transfert) entre entrée et sortie et de décrire le mode de contrôle du système considéré, voire d'identifier la nature des composants du système. Il est intéressant de noter qu'il semble que cette logique soit fréquemment celle utilisée en neurosciences comportementales, où une analyse détaillée des stimuli et des réponses est utilisée pour mieux appréhender les caractéristiques du SNC. On distingue deux types de systèmes qui diffèrent de par leur mode de fonctionnement : les systèmes en boucle ouverte ou en boucle fermée.

Le **contrôle en boucle ouverte**, où l'action de contrôle est indépendante de la sortie, permet d'agir en complète autonomie. Comme le montre la figure 9, il ne dépend pas d'une quelconque rétroaction. Le fonctionnement d'un tel mode de contrôle (à la base des réflexes) doit permettre une grande rapidité d'action, mais il faut préciser que la précision n'est pas sa fonctionnalité première. La capacité d'un tel système à agir avec précision dépendra de la calibration du système, i.e. de la relation établie entre les entrées et les sorties. De plus, le problème d'un tel mode de contrôle au niveau du comportement moteur est que si une perturbation est appliquée en cours de mouvement, il va falloir reprogrammer un nouveau mouvement à l'issue du premier mouvement.

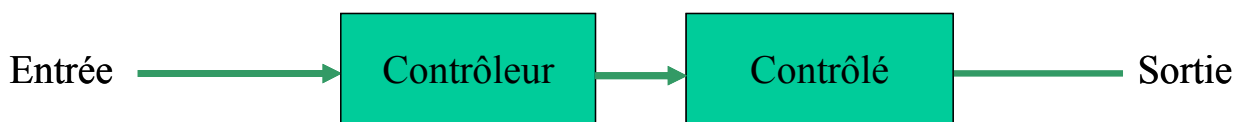


Fig. 9 : Schéma de principe d'un système à **boucle ouverte**

Nous avons vu que Keele (1968) avait proposé un modèle, basé sur la définition d'un programme moteur, selon lequel un mouvement pouvait être réalisé en boucle ouverte. Une précision que nous souhaitons toutefois apporter est que, contrairement à une idée largement répandue, la définition de programme moteur de Keele ne nécessite pas forcément qu'un mouvement programmé soit balistique, i.e. non influençable par des boucles de rétroaction. La définition de Keele exprime seulement la possibilité qu'un mouvement soit réalisé sans l'intervention de ces boucles de rétroaction basées principalement sur des informations provenant de récepteurs sensoriels périphériques. Des travaux de Keele (e.g. Keele et Posner 1968) portant sur l'utilisation de l'information visuelle relative à la localisation de la main pour le contrôle en ligne des mouvements de pointage sont la démonstration que Keele ne pensait pas que le feedback soit inutile dans le contrôle moteur.

Section 3 - Le contrôle en ligne du mouvement

« Any difference between a reference and its response feedback is error and the detection of error results in a response sequence that can lead to error nulling »

J. A. Adams (1971)

A la suite de la présentation des mécanismes proactifs, il ne paraît pas inutile de rappeler quels seraient les avantages et les inconvénients pour le SNC à contrôler en ligne les mouvements. L'avantage principal du contrôle en ligne est qu'il va permettre une économie de temps et en d'énergie au niveau musculaire notamment. A titre d'exemple, si nous déclenchons un mouvement de bras pour saisir le verre amené par un garçon de café, ne pas contrôler en ligne le mouvement implique que si le garçon de café bouge le plateau pendant notre mouvement, nous raterons le verre. Ce n'est qu'une fois le mouvement programmé terminé (d'où perte de temps) qu'un nouveau mouvement devra être effectué (d'où une nouvelle dépense d'énergie musculaire). Si l'on se replace dans un contexte « écologique », il semble difficile d'expliquer comment, sans un tel contrôle en ligne, un prédateur comme l'homme pourrait atteindre sa proie (vivante, donc aux mouvements difficilement prévisibles). Dans le cadre d'activités physiques et sportives, un tel contrôle en ligne est indispensable a fortiori dans les habiletés ouvertes où notre comportement doit être continuellement ajusté en fonction des actes d'un adversaire ou d'un coéquipier. Il est intéressant de noter également que les mécanismes rétroactifs peuvent compenser pour une préparation incomplète du mouvement, lorsqu'il est nécessaire d'initier le mouvement alors que tous ses paramètres n'ont pas été ajustés (van Donkelaar et Franks 1991). Intuitivement, on pourrait cependant avancer que ce type de rétro-contrôle semble avoir un coût élevé pour le contrôleur, notamment par la quantité d'informations à gérer. Une présentation du mode de fonctionnement des mécanismes rétroactifs (« feedback ») apparaît alors nécessaire.

En terme cybernétique, un **système en boucle fermée** indique que l'action de contrôle dépend de la sortie (figure 10). Ainsi en fonction de la sortie effective (évaluée grâce à des capteurs périphériques ou à une estimation « interne », qui vont constituer les « nouvelles » entrées), des réajustements peuvent être effectués grâce à la comparaison avec la sortie désirée. A titre d'exemples de systèmes en boucle fermée, un régulateur va avoir pour but de maintenir une sortie contrôlée constante malgré une entrée changeante, alors qu'un servomécanisme va faire en sorte que la sortie du système suive une entrée changeante.

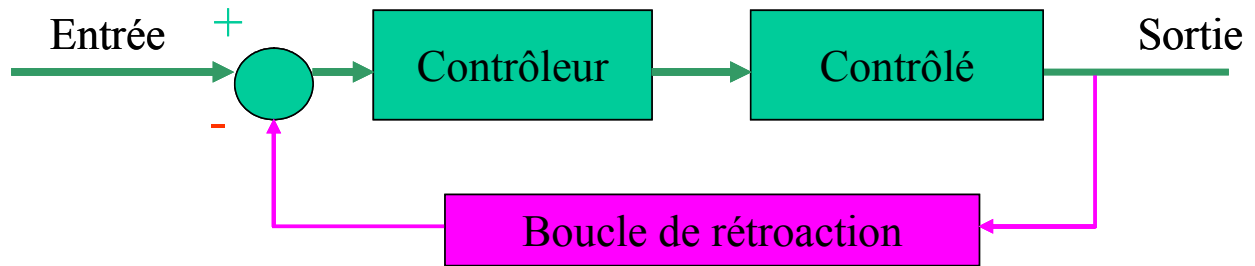


Fig. 10 : Schéma de principe d'un système à **boucle fermée**

Si nous continuons l'analogie avec le SNC⁷, nous obtenons en figure 11:

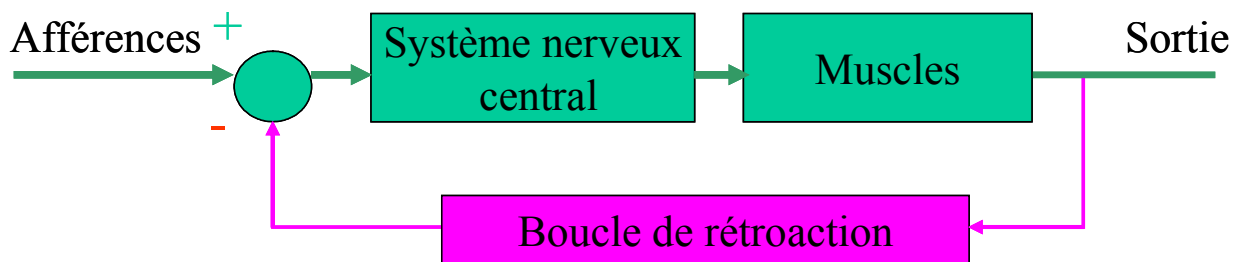


Fig. 11 : Modélisation du comportement moteur du point de vue de la cybernétique

Suite à la théorisation de Keele (1968) selon lequel le mouvement pouvait être le résultat d'une commande motrice non modifiable, nous avons vu que la possibilité d'un contrôle continu du mouvement a largement été étudiée par la suite, sans doute pour « renverser » un modèle relativement contre-intuitif selon lequel les afférences pourraient ne pas être utiles. A titre d'exemple, le modèle de Paillard (1986) montre bien les différentes boucles de rétroaction intervenant dans le contrôle du mouvement (figure 12). Ce modèle présenté sous la forme d'un diagramme en bloc est donc compatible avec un modèle en boucle fermée. Reprécisons ici que l'objet de la présente thèse était d'investiguer les boucles de rétroactions intervenant dans le contrôle en ligne de mouvements de bras. Les autres boucles telle que celle du contrôle adaptatif ne seront pas adressées dans ce mémoire.

A la vue de tels modèles basés sur des boucles de rétroaction, il est séduisant de penser que le contrôle du mouvement dirigé pourrait opérer en comparant en continu les informations relatives à la localisation de la main, aux informations relatives à la localisation de la cible.

⁷ L'introduction des concepts issus de la cybernétique dans le contrôle moteur a contribué à l'élaboration de modèles d'organisation du mouvement interposant entre les récepteurs sensoriels et les effecteurs moteurs des modules de commande spécialisés.

L'objectif de cette comparaison continue serait de détecter et réduire les erreurs inhérentes aux commandes motrices initiales. En effet, notamment à cause du bruit existant au niveau des signaux nerveux (Meyer et al. 1988 ; Schmidt et al. 1979 ; van Beers et al. 2002a), des erreurs de planification ou d'exécution des commandes motrices sont possibles. De plus, l'environnement incertain dans lequel évolue l'Homme nécessite que ce dernier puisse réagir à un événement soudain et inattendu. Des modifications de l'état de l'appareil moteur lui-même peuvent également arriver. Le SNC doit donc être capable de prendre en compte, parfois avec rapidité, les informations recueillies pour préserver la précision des mouvements.

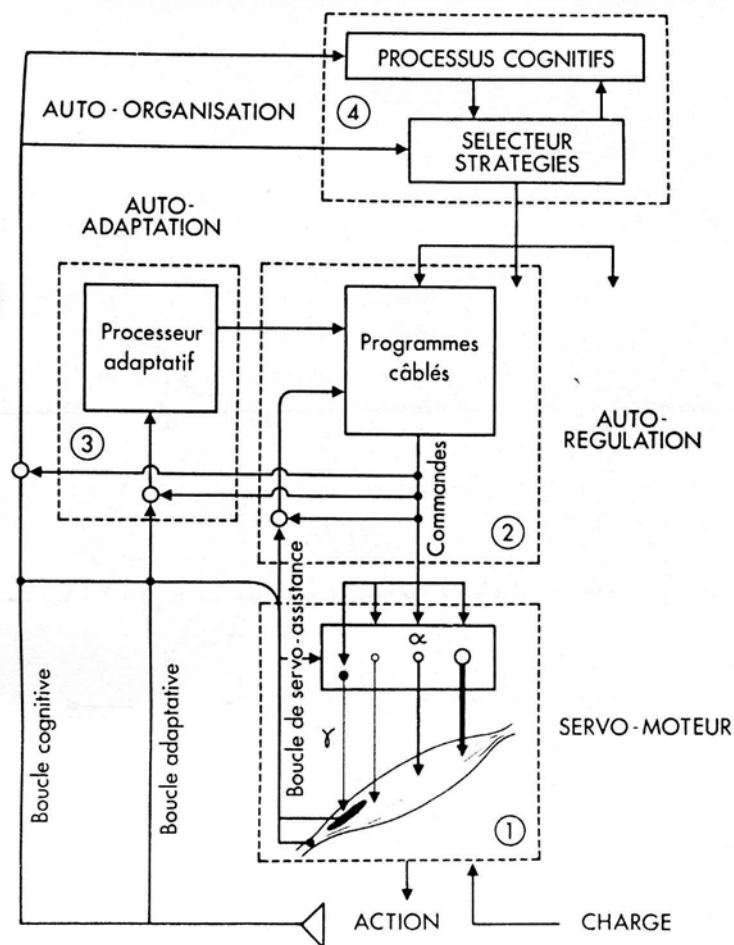


Fig. 12 : Modèle de Paillard (1986) P 185

Nous verrons que ces processus interviennent effectivement au sein du SNC, le contrôle en ligne du mouvement se manifestant par exemple par une augmentation de la précision du mouvement en présence d'afférences visuelles sur la localisation de la main (Keele et Posner 1968) ou de la cible (Prablanc et al. 1986) par rapport aux situations où

l'information visuelle est absente. Les afférences permettraient ainsi d'ajuster les paramètres cinématiques du geste pour atteindre avec une précision optimale la cible d'intérêt. Plutôt que d'essayer de mettre en évidence la contribution des informations visuelles et proprioceptives de part et d'autre, nous avons choisi de faire la distinction entre les informations permettant de localiser la cible et celles permettant de localiser la main. Commençons par présenter le rôle des afférences visuelles relatives à la localisation de la cible dans le contrôle en ligne des mouvements de bras.

3.1 Boucles de correction de mouvements de pointage basées sur la localisation de la cible

Deux grandes méthodes ont été utilisées pour rendre compte du rôle des informations visuelles sur la localisation de la cible dans le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte. Ces méthodes ont consisté à manipuler l'information visuelle de la cible pour en mesurer l'effet sur des mouvements de pointages, et notamment sur leur précision.

« There are two ways to verify that a particular signal is used as a feedback signal : (a) the signal can be eliminated ; (b) it can be distorted. Either manipulation should result in gross malfunctioning of the system if the control system depends only on servo-mechanisms relying on feedback. A remarkable finding about motor control is that elimination of sensory input that presumably acts as a feedback signal has only minor effects on motor behavior, but distortion of the very same signal has drastic effects. »

Cruse et al. (1990) P 57

La méthode de suppression d'information: vision vs non vision

La méthode de suppression de l'information visuelle a largement été utilisée pour démontrer la contribution des rétroactions visuelles sur la localisation de la cible dans le contrôle des mouvements orientés (Berkinblit et al. 1995 ; Elliott 1988; Prablanc et al. 1979b, 1986). Ainsi, Prablanc et collaborateurs (1986) ont mesuré la précision finale de mouvements de pointages réalisés sans vision possible du bras. Il a été observé que les mouvements réalisés vers une cible visible tout au long du mouvement étaient approximativement 3 fois plus précis que lorsque la vision de la cible était supprimée au début du mouvement. Ce résultat montre que les mouvements dirigés sont ajustés en cours d'exécution par rapport à la localisation de la cible. Ces résultats étaient donc en parfaite adéquation avec les travaux d'Elliott qui, la même année, publia un article titré « Continuous Visual Information May Be Important After

All : A Failure To Replicate Thomson (1983) » (Elliott 1986). Dans l'étude de Thomson (1983) en question, les sujets impliqués dans une tâche de pointage locomoteur étaient parvenus à atteindre assez précisément une cible mémorisée (située jusqu'à 12 m) à condition que la cible soit atteinte moins de 8 s après le signal de départ. Cette observation avait conduit l'auteur à proposer l'existence d'une représentation interne précise de la position de la cible jusqu'à 8 s. En 1986, Elliott montra au contraire l'importance de la vision de la cible tout au long du mouvement, suggérant qu'une représentation interne très précise n'était pas disponible en mémoire pour plus de une à deux secondes (voir Elliott 1992).

L'apport supplémentaire de l'étude de Prablanc et al. (1986) a été d'indiquer clairement que l'information visuelle sur la localisation de la cible pouvait être utilisée efficacement même en l'absence de vision du bras. Ainsi, au delà d'une simple comparaison visuo-visuelle entre positions de main et de cible, cette étude a montré que le SNC pouvait comparer durant le mouvement une position de cible visuellement perçue avec une position de main déterminée à partir d'informations proprioceptives ou efférentes. Desmurget et al. (1995) ont montré par la suite que l'information visuelle relative à la localisation de la cible était utilisée durant la phase de décélération du mouvement de bras pour optimiser la précision des pointages. En effet, la précision était meilleure⁸ lorsque la cible était visible tout au long du mouvement en comparaison à lorsque la cible était éteinte au pic de vitesse du mouvement. Plus récemment, Berkinblit et collaborateurs (1995) ont élargi les conclusions sur l'importance de la vision de la cible en confirmant les données de Prablanc et al. (1986) pour des mouvements d'atteinte réalisés dans un espace 3D. Comme le suggèrent Cruse et al. (1990), il est intéressant de remarquer que si ces études montrent la contribution des afférences visuelles sur la localisation de la cible dans le contrôle en ligne des mouvements dirigés, la précision relativement élevée observée en condition de cible non visible met en évidence la capacité du SNC à utiliser une représentation interne de localisation de cible pour contrôler nos mouvements (Heath et Westwood 2003). La présence d'afférences permettrait donc de mettre à jour cette représentation interne qui perdrait en précision avec le temps en l'absence d'afférences.

⁸ Il est toutefois à noter qu'une différence significative n'a été mise en évidence que lorsque la main était visible en position statique, i.e. jusqu'à l'initiation du mouvement de pointage.

Le paradigme de double saut comme moyen d'étude privilégié

“One behavioral way of studying directional control of goal-directed movements is to introduce perturbation (for example, an unexpected change in target location) during their execution. The way the kinematics and the trajectory of the movement are reorganized in order to reach the new target, as well as the timing of this reorganization, should reflect the activity of central mechanisms involved in the achievement of the movement goal.”

Jeannerod et Marteniuk (1992) P 199

La méthode expérimentale classique permettant d'éprouver plus encore la fonctionnalité du système de contrôle en ligne consiste à augmenter artificiellement les erreurs d'exécution du geste. En plaçant l'individu dans un environnement incertain, les limites du contrôle en ligne peuvent être définies. Le paradigme de double saut a été une méthode privilégiée pour étudier le rôle des informations visuelles de localisation de cible pour la précision de nos actes, mais aussi et plus généralement pour investiguer le contrôle en ligne du mouvement. La procédure consiste généralement pour le sujet à devoir atteindre une cible visuelle (première stimulation, ou premier saut). Pendant le mouvement planifié pour atteindre cette cible, une autre cible est allumée en même temps que la première est éteinte, d'où le terme de double stimulation ou double saut. Le sujet ayant pour consigne d'atteindre la seconde cible le plus rapidement et le plus directement possible, le but de l'expérimentateur va être d'analyser comment le sujet va s'organiser pour atteindre cette seconde cible. Employant cette procédure, de nombreux auteurs ont montré la capacité des sujets à modifier la trajectoire de leur pointage. Les protocoles utilisés ont principalement nécessité des changements de direction des mouvements, sans doute parce que la réponse des sujets en réaction au déplacement de cible est plus facilement détectable avec des modifications de direction qu'avec des modifications d'amplitude. Georgopoulos et al. (1981) ont d'abord montré chez le singe que lorsque les sauts de cible intervenaient pendant le temps de réaction (i.e. juste avant le début du mouvement), le « programme moteur » pouvait être modifié de façon à dévier la trajectoire de départ de la main (dirigée vers la première cible) vers la nouvelle cible. Il a été observé que cet ajustement n'était pas dû à un allongement du temps de réaction pour pouvoir traiter la nouvelle information. En fait la direction du mouvement semble avoir été ajustée suite à une modification des commandes motrices à la fois pendant le temps de réaction et l'exécution du mouvement. Soechting et Lacquaniti (1983), van Sonderen et al. (1989), Henis et Flash (1995) ou encore Bonnefoi-Kyriacou et al. (1998) ont ensuite rapporté des données et des conclusions similaires chez l'humain.

Dans le même ordre d'idée mais utilisant un protocole légèrement différent, nous pouvons citer les études de Boulinguez et al. (2001) et Komilis et al. (1993) qui ont réalisé des déplacements de cible exactement à l'initiation du mouvement. Ces travaux ont donc montré que les sujets ont la capacité de modifier la trajectoire de leur mouvement afin d'atteindre la seconde cible grâce à un contrôle en ligne effectif pendant le mouvement. Des résultats similaires ont été obtenus lorsque le saut de cible était déclenché quelques 25 ms après l'initiation du mouvement (Johnson et al. 2002). Toutefois, lorsque le saut était provoqué au pic de vitesse du mouvement de bras, des ajustements ont été observés mais les mécanismes de contrôle en ligne n'ont pas permis aux sujets d'atteindre la cible dès la fin du premier mouvement (Komilis et al. 1993). En effet, des ajustements de l'ordre de 20 à 40% seulement étaient observés dans cette dernière condition. Komilis et al. (1993) ont également montré qu'un contrôle en ligne sur la base d'informations visuelles était observé lorsque les sujets pointaient sans voir leur bras pendant le mouvement. Il est toutefois légitime de se demander si les processus d'ajustements en ligne des commandes motrices envoyées aux muscles sont les mêmes avec ou sans vision du membre, ou si des mécanismes différents sont mis en jeu et aboutissent à la même précision terminale du mouvement. Cette question sera abordée dans notre travail expérimental présenté au Chapitre 2.

Etant donné que les sauts de cible étaient consciemment perçus par les sujets dans les expériences citées, ces études adressaient la thématique du contrôle volontaire du mouvement. Pour analyser plus encore ce type de contrôle en ligne sur la base d'informations de localisation de cible, Pisella et al. (1998, 2000) ont testé si des ajustements intentionnels de trajectoire étaient possibles suite à un changement de couleur de la cible (voir également la récente étude de Brenner et Smeets, sous presse). Pisella et al. (1998) ont observé que les premiers ajustements en réponse à un changement de couleur de la cible étaient plus tardifs que les premières corrections observées suite à un changement de position. Ces données sont en accord avec les études utilisant un paradigme d'« anti-point » (Day et Lyon 2000 ; Johnson et al. 2002). Dans ces études, les sujets devaient produire une réponse motrice « à l'opposé » du saut du cible. Or les auteurs ont observé que la déviation de trajectoire du côté opposé au saut de cible était précédée par une réponse qualifiée d'« automatique » en direction de la cible. Ces études supportent la suggestion de Poulton (1981) selon qui les mécanismes de boucles de correction basées sur la localisation de cible opèreraient rapidement à un bas niveau, dit niveau sensori-moteur, et que des réponses volontaires seraient mises en jeu plus tardivement. L'idée de processus de régulation largement automatisés est supportée par une étude récemment publiée par Diedrichsen et al. (2004) où

des pointages manuels vers des cibles visuelles devaient être réalisés en même temps par les deux mains des sujets. Les deux mains étaient dirigées vers des cibles visuelles distinctes, et des sauts de cible pouvaient être déclenchés dans diverses directions, à l'initiation des mouvements. Concernant les mesures de temps de mouvement ou de précision terminale par exemple, la performance était comparable pour cette condition « bimanuelle » en comparaison avec la condition où le pointage devait être réalisé avec seulement une main. L'absence d'interférence souligne le degré d'automaticité des circuits neuronaux sous-tendant la réalisation de tels ajustements.

Le paradigme de double saut a donc permis de mettre en évidence l'importance que le SNC accorde à la localisation de la cible dans le contrôle du mouvement. Une limitation qui peut toutefois être formulée au type de protocole décrit ci-dessus est que généralement, les sujets savent que le déplacement de cible risque de se produire du fait des instructions pour réaliser la tâche. L'influence de tels processus cognitifs a été expérimentalement vérifiée par Boulinguez et Nougier (1999), qui ont montré que « the efficiency of movement control increased when increasing the probability of correcting the movement in a given direction » (P 21). De plus, même lorsque les instructions ne font pas état d'une telle possibilité, les sujets savent que le déplacement de cible risque de se reproduire une fois qu'ils l'ont rencontré (Poulton 1981). En dépit de l'utilisation de multiples cibles et de l'ordre de présentation aléatoire des essais avec ou sans déplacement, les corrections observées pourraient donc résulter de l'exploitation d'une autre commande motrice, préparée à l'avance dans l'éventualité d'un double saut, plutôt que d'un véritable contrôle en ligne du mouvement.

A la procédure classique de double saut a alors été associé un phénomène perceptif connu, à savoir la suppression saccadique de la perception du déplacement. Ce terme désigne l'augmentation du seuil perceptif des entrées rétinienne durant une saccade. Il est alors possible de produire un déplacement de cible réalisé pendant la saccade sans qu'il ne soit perçu, i.e. sans que le sujet ne puisse en rendre compte verbalement (Bridgeman et al. 1979, 1994). Puisque la saccade ne peut être corrigée en ligne (voir cependant la récente étude de Gaveau et al. 2003), le déplacement va induire une erreur rétinienne différente de celle habituellement présente à la fin de la saccade. Si l'amplitude du déplacement de cible est inférieure à environ 15% de l'amplitude de la saccade, le SNC assume que cette erreur résulte d'une erreur de programmation ou d'exécution de la saccade plutôt que d'un changement au sein de l'environnement (Lennie et Sidwell 1978). Au-delà de ces 15%, l'hypothèse du déplacement de cible serait favorisée.

Le phénomène de suppression saccadique utilisé pour réaliser des perturbations sans que les sujets ne les perçoivent consciemment

« People have brains, which they cannot be prevented from using simply by giving them instructions »

EC Poulton (1981) P 1337

Employant un paradigme de double saut associé au phénomène de suppression saccadique, Pélisson et al. (1986) ont modifié la position des cibles que les sujets devaient atteindre avec leur main (voir aussi Goodale et al. 1986). L'appareillage est représenté en figure 13. La tâche des sujets était de regarder un point de fixation. Une cible était alors présentée en périphérie et les sujets devaient regarder et pointer vers la cible, sans que le membre ne puisse être vu pendant le mouvement. Le déplacement de cible, de l'ordre de quelques cm, était réalisé pendant la saccade oculaire, au pic de vitesse. Comme le montre la figure 14, les déplacements de cibles étaient tels que seule l'amplitude des mouvements devait être modifiée, pas leur direction.

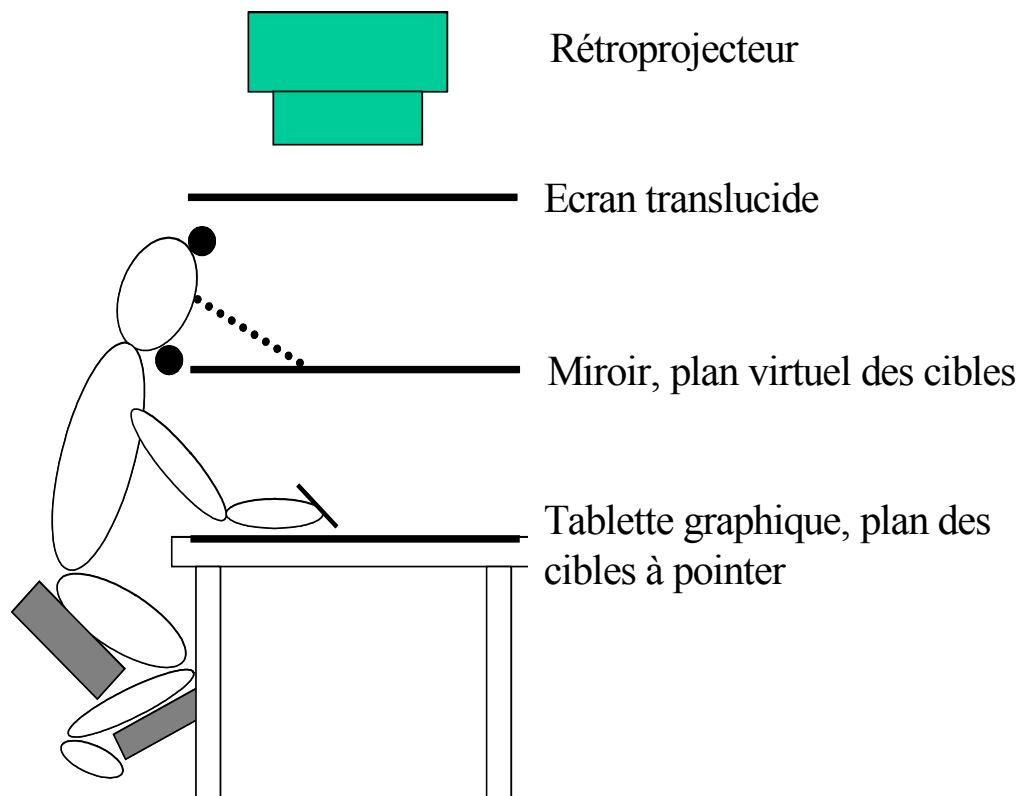
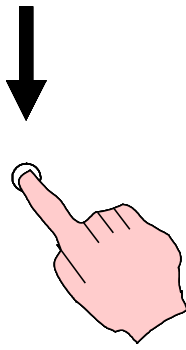


Fig. 13 : Représentation schématique de l'appareillage utilisé par Pélisson et al. (1986)

Position de départ



Cibles

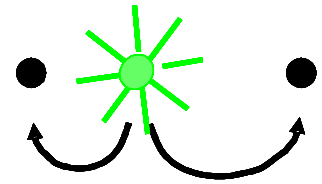


Fig. 14 : Exemples de sauts de cibles dans la tâche de Péliisson et al. (1986)

Péliisson et al. (1986) ont observé des modifications complètes de l'amplitude de la trajectoire (correspondant à l'amplitude des sauts de cible). Ces corrections de trajectoire pouvaient être considérées comme étant en ligne puisque les sujets atteignaient la seconde cible plutôt que la première dès la fin du mouvement, sans qu'un second mouvement correctif n'ait à être réalisé. De plus, le temps de mouvement (600 ms) était similaire lorsque le pointage était effectué vers une cible stationnaire ou déplacée. Le processus de correction n'a donc pas exigé de temps de traitement supplémentaire qui aurait pu augmenter le temps de mouvement. Aucun point d'inflexion de la cinématique (analyse des profils de vitesse notamment) n'ayant été observé, une reprogrammation importante du mouvement initial du bras est apparue difficilement envisageable. Les corrections de trajectoire ont donc été progressivement intégrées au mouvement. L'étude de Péliisson et al. (1986) a donc mis en évidence le fait que des corrections de trajectoire sont possibles même lorsque les déplacements de cibles ne sont pas consciemment perçus (comme le montrent les expériences de choix forcé rapportées par Goodale et al. 1986). De plus, les sujets n'ont pas rapporté de sensation de modification de la trajectoire de leurs mouvements. Le contrôle en ligne a donc été effectif sans jamais atteindre le niveau de conscience. L'ensemble de ces données suggère l'implication d'un processus rapide et de bas niveau (automatique ?) dans la régulation d'activités motrices finalisées. Concernant la méthodologie utilisée, un des avantages de la procédure de double saut associée à la suppression saccadique est que la perturbation étant inconsciente, les sujets ne sont donc pas influencés cognitivement. De plus, réaliser ainsi les déplacements de cible permet également d'écarter la possibilité que les sujets utilisent une stratégie où plusieurs réponses motrices seraient planifiées à l'avance et exploitées en ligne.

Malgré des différences protocolaires, les inférences de Pélisson et al. (1986) rejoignent celles établies par Prablanc et al. (1986) puisque ces études supportent massivement l'hypothèse selon laquelle les informations visuelles de localisation de la cible seraient prises en compte pour contrôler en ligne nos mouvements. De plus, ces informations visuelles pourraient être comparées en ligne aux informations proprioceptives et/ou efférentes de localisation du bras pour ajuster le mouvement. Réalisant une expérience assez similaire à celle de Pélisson et al. (1986), Prablanc et Martin (1992) ont effectué des déplacements de cible qui affectaient principalement la direction du mouvement plutôt que son amplitude (voir figure 15). L'idée des auteurs était de généraliser le concept de contrôle en ligne mis en évidence par Pélisson et al. (1986) pour un paramètre du mouvement (l'amplitude). Ainsi dans l'expérience de Prablanc et Martin (1992), c'est l'aspect général de la trajectoire du mouvement qui devait être modifiée en fonction du déplacement de cible puisque les sujets devaient ajuster à la fois direction et amplitude (en moindres proportions pour ce dernier paramètre) du mouvement.

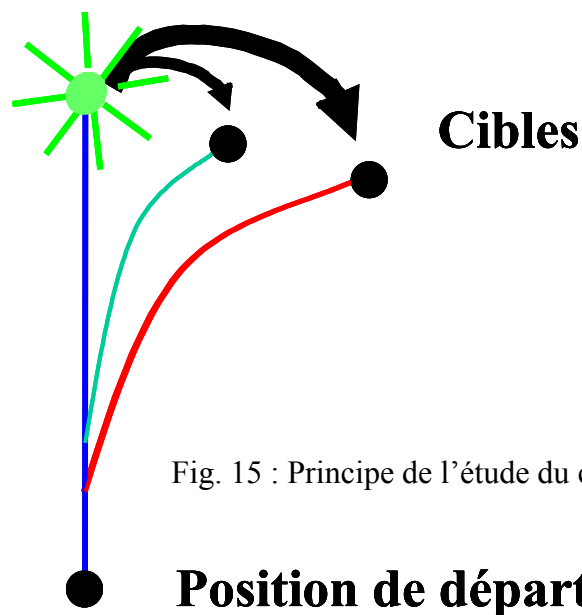


Fig. 15 : Principe de l'étude du contrôle directionnel du mouvement

Prablanc et Martin (1992) ont rapporté une analyse cinématique des pointages particulièrement détaillée. Ils ont notamment remarqué que si les corrections de trajectoire ont bien été complètes, leur accomplissement a entraîné une augmentation du temps de mouvement. Ceci n'avait pas été observé pour des déplacements de cibles impliquant des changements de l'amplitude du mouvement (Pélisson et al. 1986). Prablanc et Martin expliquent cette différence par le fait que la modification de la direction du mouvement requise dans leur expérience pourrait nécessiter un temps de traitement supplémentaire par

rapport à la modification de l'amplitude. Ces faits expérimentaux supportent donc la distinction entre le contrôle de l'amplitude ou de la direction d'un mouvement.

A titre d'exemple de travail ayant montré les limites des processus de contrôle en ligne, citons l'étude de Blouin et al. (1995b) qui ont évalué la capacité de sujets à corriger la trajectoire de mouvements très rapides (temps de mouvement d'environ 200 ms pour une distance de 30 cm) lorsque la direction de la cible est modifiée durant la suppression saccadique. Les sujets, qui devaient contrôler amplitude et direction de leurs pointages, ont atteint la position de la première cible au lieu de la seconde. Le contrôle en ligne de la trajectoire n'a pu être effectif dans ces conditions. Un facteur présent dans cette étude a donc empêché la mise en place de corrections rapides de trajectoire. Dans une expérience assez similaire (Blouin et al. 1995a), les sujets ne devaient contrôler que la direction du mouvement. Les résultats ont montré que les mouvements étaient corrigés à 60% par rapport aux déplacements non perçus de la cible. Les auteurs ont conclu que lorsque seule la direction des mouvements est à contrôler, des modifications de celle-ci sont possibles même pour des mouvements rapides. Par contre, lorsque les sujets doivent contrôler l'amplitude et la direction de mouvements rapides, les processus de freinage du mouvement et donc du contrôle de l'amplitude pourraient empêcher des corrections directionnelles. Ces études mettent donc particulièrement en évidence le fait que la modification de la trajectoire d'un mouvement en fonction de la localisation de la cible dépend du temps de mouvement et des paramètres du mouvement à contrôler (voir également Turrell et al. 1998).

Outre les considérations déjà énumérées relatives à la tâche, on peut noter qu'il a généralement été montré qu'il est plus aisé pour le SNC (au regard de la précision terminale des mouvements mais aussi des premières modifications de trajectoire) de corriger un mouvement dans le même sens que le premier mouvement en comparaison à lorsque un « renversement » de trajectoire doit être effectué, comme dans la tâche de Georgopoulos et al. (1981) par exemple. Quinn et Sherwood (1983) ont ainsi montré qu'il était plus facile de modifier un mouvement lorsqu'un paramètre tel que la direction générale du mouvement était à modifier légèrement plutôt que de façon drastique. On peut toutefois noter que l'hypothèse inverse existe dans la littérature. Prablanc et Martin (1992) ont trouvé que le temps nécessaire pour commencer à ajuster la direction de leur mouvement en réaction à des sauts de cibles non perçus était plus court lorsqu'une inversion de la courbure du mouvement devait être réalisée par rapport à lorsque le saut était plus dans la continuité de la courbure. Les auteurs ont proposé que la pression spatio-temporelle, plus forte dans le cas de la perturbation impliquant une inversion de courbure, aurait conduit le SNC à déclencher des réponses plus

rapides, la main s'éloignant de la seconde cible au fur et à mesure de la progression du mouvement vers la première cible.

Nous disposons aujourd'hui de nombreuses évidences neurophysiologiques montrant que le cortex pariétal postérieur joue un rôle majeur dans les processus de mise à jour des représentations internes de position de cible, impliqués dans le contrôle en ligne de mouvement de bras. Mountcastle et al. (1975) sont parmi les premiers à avoir identifié au sein du cortex pariétal des cellules neuronales répondant uniquement aux projections actives du bras vers des stimuli visuels. Mountcastle et al. (1975) ont en effet pu observer que ces mêmes neurones ne répondaient pas à la présentation isolée du stimulus ou à l'exécution d'un mouvement sans objectif spatial particulier. De surcroît, les neurones cessaient de décharger lorsque la main atteignait la cible, suggérant un rôle de ces cellules dans le processus de réduction de l'écart entre la main et la cible. Ceci a été clairement mis en évidence dans une étude de Desmurget et al. (1999), où les sujets étaient engagés dans une tâche de double saut non perçu, sans vision de la main (droite) pendant le mouvement (500 ms environ). Des ajustements de trajectoire ont été observés, comme attendu au vu des études présentées ci-dessus. Cependant, lorsqu'une stimulation magnétique transcrânienne était appliquée sur le cortex pariétal postérieur controlatéral, les corrections de trajectoire n'ont pas été observées et les sujets ont pointé à la première cible. Pisella et al. (2000) ont ensuite montré qu'une patiente présentant des lésions bilatérales du cortex pariétal postérieur ne pouvait pas produire d'ajustements automatiques de trajectoire pour des mouvements rapides, alors que des sujets normaux y parvenaient. Utilisant une technique d'imagerie (la tomographie par émission de positrons), Desmurget et al. (2001) ont également montré que le cortex pariétal postérieur était plus activé en condition de double saut qu'en condition de simple saut.

D'autres structures ont également été identifiées comme participant au contrôle en ligne du mouvement. Une récente étude de Desmurget et al. (sous presse) a montré que les ganglions de la base étaient également impliqués dans le contrôle volontaire du mouvement. Une étude de Plotnik et al. (1998) avec des sujets affectés par la maladie de Parkinson n'avait initialement pas révélé de déficit majeur dans l'ajustement de la trajectoire d'un mouvement en réponse à un double saut de cible. L'étude de Desmurget et al. (sous presse) a pourtant montré que, dans le cas de sauts de cible perçus, des patients Parkinsoniens avaient des difficultés à atteindre la cible déplacée (de 6 cm). Par contre, lorsque les sauts de cible (de 4 cm) n'étaient pas perçus car ils avaient été réalisés pendant la saccade oculaire, les patients ont pu corriger précisément et précocement la trajectoire de leurs mouvements pour atteindre la cible.

Durée des boucles de correction basées sur la localisation de la cible et implication du délai visuo-manuel dans la compréhension du contrôle moteur

« But will all quantitative treatment of mental processes be out of question then? By no means! An important factor seemed to be susceptible to measurement: I refer to the time required for simple mental processes. »

F. C. Donders (1868)

Une des raisons pour laquelle la théorie centraliste du contrôle du mouvement a été dominante pendant des années dans notre champ disciplinaire a été que les délais des boucles de rétroactions sensorielles semblaient trop longs pour permettre un contrôle courant efficace des mouvements. Le paradigme de double saut, où une trajectoire doit être modifiée, a permis de mesurer assez directement la latence entre la perturbation et la mise en place de réponses motrices à cette perturbation. Parmi les premières études utilisant ce type de paradigme, Georgopoulos et al. (1981) et Soechting et Lacquaniti (1983) ont clairement mis en évidence les changements de trajectoire réalisés vers la cible déplacée. Ces auteurs qui ont utilisé ces résultats pour affirmer que les commandes motrices étaient actualisées en temps réel (Georgopoulos et al. 1981) ont pourtant rapporté des temps de réaction à la perturbation relativement élevés. Ainsi Georgopoulos et al (1981) ont rapporté des délais de l'ordre de 250 ms (comme Megaw 1974 et van Sonderen et al. 1989 ; voir aussi Bonnefoi-Kyriacou et al. 1998). Soechting et Lacquaniti (1983) ont même commenté que:

« The reaction time to correct the trajectory was comparable to the reaction time to initiate the movement » (P 548).

Les latences observées demeuraient donc trop importantes pour réellement renforcer la théorie périphéraliste mettant l'accent sur le rôle des afférences sensorielles dans le contrôle du mouvement. En utilisant une méthode des plus sensibles, i.e. en analysant les tracés d'accélération de la main, Prablanc et Martin (1992) ont rapporté que la direction des trajectoires commençait à différer de la direction des trajectoires « contrôles » (sans saut de cible) 150 ms après la perturbation qui survenait au début du mouvement (moins de 10 ms en moyenne entre le moment du déplacement de cible et le début de mouvement). Nous verrons par la suite que cette valeur moyenne de latence de boucle de rétroaction visuelle (confirmée par les récentes études de Boulinguez et al. 2001; Brenner et Smeets 2003a, b; Day et Brown 1998; Day et Lyon 2000; Diedrichsen et al. 2004) contribua significativement à l'acceptation d'un rôle important du feedback dans le contrôle moteur. On peut également noter que Prablanc et Martin (1992) ou encore Desmurget et al. (2001, sous presse), Fecteau et al.

(2001) et Turrell et al. (1998) qui ont tous utilisé des protocoles très similaires, ont observé que des modifications cinématiques apparaissaient dès le pic de vitesse du mouvement, i.e. qu'un signal d'erreur était détecté très tôt dans la trajectoire et que des ajustements moteurs étaient mis en place précocement pour mieux contrôler la précision finale des mouvements.

Il y a ainsi une large variabilité au sein des estimations proposées du délai visuo-moteur à partir d'un paradigme de double saut. Cette variabilité est due au moins pour partie aux différentes procédures expérimentales utilisées. L'explication que l'on peut avancer par rapport aux différences entre les résultats de Georgopoulos et al. (1981) et ceux de Prablanc et Martin (1992) est que les modifications à apporter à la réponse initiale étaient très importantes (renversement à 180° de la direction du mouvement) et nécessitaient a priori un temps plus long avant d'être observables, ou alors que l'hypothèse de pression spatio-temporelle proposée par Prablanc et Martin (1992) serait spécifique à la tâche étudiée. Dans l'étude 1 présentée dans la partie expérimentale, nous verrons comment l'influence des facteurs spatio-temporels caractérisant la tâche a été analysée en détail par rapport au contrôle du mouvement en temps réel. En plus de la spécificité de la tâche, il faut également noter que, comme le faisait remarquer Poulton (1981), les estimations du début des premières corrections dépendent fortement du type d'analyse effectuée (seuil de détection choisi, sur des données de position, de vitesse, d'accélération...).

Une question légitime concerne les premières corrections de trajectoire, qui pourraient être observées plus précocement suite à des déplacements non perçus de cible (qui déclencheraient des ajustements « automatiques ») par rapport à des déplacements perçus. En fait, les premiers ajustements semblent similaires au regard des études de Day et Lyon (2000) et Boulinguez et al. (2001) où suite à des sauts perçus, des déviations de trajectoire avaient été observés entre 125 et 175 ms. Il s'agit de valeurs très proches de celles rapportées suite à des sauts de cibles non perçus (e.g. Prablanc et Martin 1992). Une récente étude de Desmurget et al. (sous presse) où des sauts de cible d'amplitude assez semblable ont été réalisés de façon perçue ou non perçue n'a pas révélé de différences importantes entre ces premiers ajustements, confirmant chez des sujets normaux d'environ 55 ans (avec une analyse cinématique plus détaillée) ce que Fecteau et al. (2001) avaient observé chez de jeunes adultes.

Nous avons vu que les ajustements de trajectoire suite à un saut de cible revêtaient un caractère automatique (Day et Lyon 2000; Johnson et al. 2002; Pisella et al. 1998, 2000). L'étude de Bonnefoi-Kyriacou et al. (1998) a montré que le cervelet était impliqué dans ces processus automatiques de correction d'erreur. En effet, les patients cérébelleux impliqués

dans cette étude utilisant le paradigme de double saut ont eu des temps de réaction à la perturbation deux fois plus longs (563 ms par rapport à 287 ms) que les sujets contrôles. De plus, ces corrections étaient plus variables en termes d'occurrence temporelle et ont été observées dans de moindres proportions par rapport aux sujets contrôles.

En conclusion, nous avons donc vu qu'il avait régulièrement pu être observé que l'information visuelle liée à la localisation de la cible pouvait être utilisée en un peu plus de 100 ms pour produire des ajustements moteurs. Le traitement en lui-même de l'information visuelle semble remarquablement court si l'on reprend les données de Duhamel et al. (1992) qui rapportent que les neurones du cortex pariétal, légèrement en amont des aires motrices, commencent à décharger 70 ms après l'apparition d'un stimulus visuel, ce à quoi il faut ajouter le délai de transmission jusqu'aux muscles, ainsi que le délai électromécanique. Si le délai de transmission peut être considéré comme négligeable (en considérant qu'il faut 1 ms par synapse et 10 ms pour faire 1 m), le délai électromécanique apparaît extrêmement variable, en fonction du sujet ou de la tâche (Elliott et al. 1999b).

3.2 Boucles de correction de mouvements de pointage basées sur la localisation de la main

Nous allons voir les différentes sources informationnelles que pourrait utiliser le SNC pour comparer en cours de mouvement l'emplacement de sa main à celui de l'objectif spatial du geste. Selon la théorie du codage vectoriel des mouvements, cette comparaison devrait permettre d'ajuster la trajectoire du mouvement pour réduire au minimum l'erreur terminale (on parlera d'un système à rétroaction négative visant à annuler une erreur). Concernant les boucles de contrôle permettant de localiser la main pendant le mouvement, celles qui semblent le plus facile à mettre en évidence demeurent les boucles de guidage visuel du geste. Commençons cependant à voir la contribution du sens propre à la localisation de la main, le sens de la position et du mouvement, au contrôle courant des mouvements.

3.2.1 Contribution de la proprioception au contrôle en ligne des mouvements de pointage

« Performing a movement to a target with the eyes closed is often referred to as an “open loop” condition. However, proprioceptive control loops, which may also be involved in the action, remain intact or “closed” »

Cruse et al. (1990), P 44

Bien que les mouvements de pointage soient généralement plus précis lorsque la vision de la main est disponible, l'augmentation de précision par rapport aux pointages réalisés sans vision de la main n'atteint bien souvent que quelques degrés ou centimètres. En fait, notre expérience quotidienne démontre que dans l'obscurité, il est possible d'atteindre avec une précision souvent satisfaisante un objet dont l'emplacement est connu. Ainsi lorsque l'on se réveille dans la nuit et que l'on décide de saisir une bouteille d'eau ou d'allumer la lumière (en atteignant un interrupteur), le fait de ne pas voir sa main n'apparaît pas complètement rédhibitoire. Il a été observé dans de nombreuses études que la précision des mouvements pouvait être aussi précise avec ou sans vision de la main (e.g. Elliott 1988; Keele et Posner 1968; Vercher et al. 1994). Dans ces conditions, la précision du mouvement semble être optimisée grâce au retour d'information continu donné par la proprioception et/ou aux efférences motrices du bras (Mc Closkey et Prochazka 1994). Ainsi, Thomson (1983) indique que bien que la vision semble permettre de gagner en précision, « equally impressive is the extent to which excluding vision does not interfere with performance, especially over the earlier parts of an act » (P 427).

Prablanc et al. (1979b) ont montré que les pointages manuels sans rétroaction visuelle de la main respectaient la loi de Fitts, et ont donc affirmé l'existence d'un contrôle non visuel de l'exécution des mouvements de bras. L'étude de Pélisson et al. (1986 ; voir aussi Goodale et al. 1986) a montré qu'un système dynamique permettait de comparer en temps réel les informations extra-visuelles relatives à la localisation du membre en mouvement aux informations visuelles relatives à la localisation de la cible. Toutefois, ces informations extra-visuelles étaient-elles issues de la proprioception, ou de signaux efférents tels que la copie d'efférence ?

De nombreux expérimentateurs ont cherché à étudier le rôle putatif de la proprioception dans le contrôle des mouvements de bras. Toutefois, alors que la vision est relativement facile à manipuler, notamment en utilisant la méthode d'occlusion, le sens proprioceptif est plus difficile à manipuler. En effet, supprimer la proprioception de façon non

invasive, i.e. de façon à ce que le sujet « ressorte » de l'expérimentation dans le même état qu'il l'a démarré, n'a jamais été évident. La section des afférences proprioceptives a été une méthode utilisée chez le singe, notamment par Taub dans les années 1970 (Taub et al. 1975 ; pour une revue, Taub et al. 1974). Toutefois ces lésions étaient irrémédiables et sans la possibilité de restaurer la fonction, il est bien sûr impensable d'opérer ce genre d'opération chez l'Homme... On pourra noter à titre d'anecdote que Garrett et Wallace (1975) ont dit avoir utilisé la méthode d'hypnose pour « anesthésier » un bras et donc le sens proprioceptif de ce bras. D'autres méthodes telles que celles d'anesthésie ou d'ischémie ont également été utilisées (e.g. Laszlo et Bairstow 1971 ; Kelso 1977). Nous rapporterons dans cette partie des méthodes qui ont été reprises dans de nombreuses expériences et qui nous ont semblé plus « valides » scientifiquement parlant.

Une méthode originale a été développée par Cordo (1990), qui a demandé à des sujets sains de réaliser des mouvements d'extension du coude et d'ouvrir la pince formée par le pouce et l'index au moment où la main passait en face d'une cible visuelle. Ce mouvement réalisé dans le plan horizontal ressemble au geste de lancer de frisbee®. Dans la tâche de Cordo, la vitesse et l'amplitude de mouvement à parcourir pour atteindre cette valeur cible de l'angle étaient variées en bloc. Ne pouvant voir la main pendant le mouvement, les seules informations utilisables par les sujets pour réaliser la tâche étaient d'ordre kinesthésique ou efférente. Les résultats ont en tout cas montré que ces signaux pouvaient être utilisées pour déterminer la position de la main par rapport à la cible visuelle. Bien que la vitesse et l'amplitude des mouvements soient variables, la présence de signaux efférents (due à la réalisation « active » des mouvements, i.e. que le sujet était le propre acteur de son mouvement) pourrait avoir d'une manière ou d'une autre aidé les sujets dans leur estimation de l'angle du coude. Afin de clarifier la contribution des signaux efférents dans l'expérience précitée, Cordo et al. (1994) ont réalisé une expérience très similaire, à la différence que le mouvement du sujet était réalisé passivement, i.e. qu'un robot transportait le bras pour produire l'extension du coude. Cette expérience a permis de montrer que les sujets demeuraient extrêmement précis pour réaliser la tâche, montrant que la proprioception pouvait être à l'origine de la coordination observée.

Le modèle clinique de désafférentation

L'importance de la proprioception dans le contrôle du mouvement a également été mise en évidence en étudiant le comportement moteur de sujets proprioceptivement désafférentés (dépourvus du sens de la proprioception). Sherrington (d'après ses écrits republiés en 1979)

utilisait déjà des modèles cliniques de désafférentation lorsqu'il décrivit le comportement moteur de singes désafférentés par section des racines dorsales de la moelle épinière. Observant qu'après rétablissement, les singes n'utilisaient pas le membre désafférenté, Sherrington a conclu que l'information somatique était nécessaire pour l'exécution de mouvements volontaires. Les résultats de Sherrington n'ont pas toujours pu être répliqués et Lashley (1917) a ainsi observé que des mouvements précis étaient possibles en l'absence de proprioception (voir aussi les travaux sur des singes désafférentés de Polit et Bizzi 1979 ; Taub et al. 1974 ; pour une revue, Jeannerod 1988). Lashley (1917) a pu étudier cliniquement une personne qui avait reçu une balle dans la moelle épinière, ce qui avait provoqué une perte des afférences proprioceptives au niveau des membres inférieurs. Le patient ne pouvait plus sentir des mouvements passifs de l'articulation du genou, mais était cependant capable de reproduire avec précision des mouvements de flexion ou d'extension du genou. Or ni la vision ni la proprioception ne pouvaient être utilisées pour estimer la localisation du membre. Toutefois, de nombreuses observations permettent de dire aujourd'hui sans ambiguïté que les sujets désafférentés sont significativement moins précis (en terme de variabilité, et également en terme d'exactitude selon la complexité de la tâche) que des sujets sains lorsqu'ils exécutent des activités manuelles sans rétroaction visuelle de la main durant la trajectoire (Blouin et al. 1993b, 1996 ; Bonnard et Pailhous 1999 ; Ghez et al. 1995 ; Nougier et al. 1996 ; Rothwell et al. 1982 ; Sainburg et al. 1993, 1995 ; Teasdale et al. 1994).

On peut noter que les patients désafférentés restent des cas extrêmement rares (une douzaine de cas recensés dans le monde selon Cole 1998). Leur étude est précieuse car si la pathologie est bien définie, il est certain que les mouvements sont réalisés sans proprioception. Toutefois, le fait de pouvoir observer que les sujets désafférentés sont moins précis que des sujets disposant de proprioception ne peut que laisser suggérer un rôle du sens proprioceptif pour la régulation en temps réel des commandes motrices. En effet, ces patients sont constamment désafférentés, pas seulement pendant la réalisation des mouvements, et les déficits observés dans de nombreuses études pourraient également venir de problème de planification comme l'ont montré Ghez et collaborateurs (Ghez et al. 1995 ; Gordon et al. 1995). Il est cependant intéressant de constater que sans vision, les patients désafférentés ne peuvent pas réaliser des activités comme écrire (figure 16) ou boutonner une chemise (Cole 1998 ; Cole et Paillard 1995). Ces remarques pourraient être corrélées au fait que la plus haute densité de fuseaux neuromusculaires se trouve dans les muscles impliqués dans le contrôle de la motricité fine (Pearson 2001), ce qui semble impliquer un rôle important de la régulation proprioceptive des mouvements demandant une extrême précision ? Afin d'évaluer sans

ambiguïté le rôle de la proprioception dans le contrôle en ligne de mouvements de bras, de nouveaux paradigmes ont été nécessaires du être utilisés.

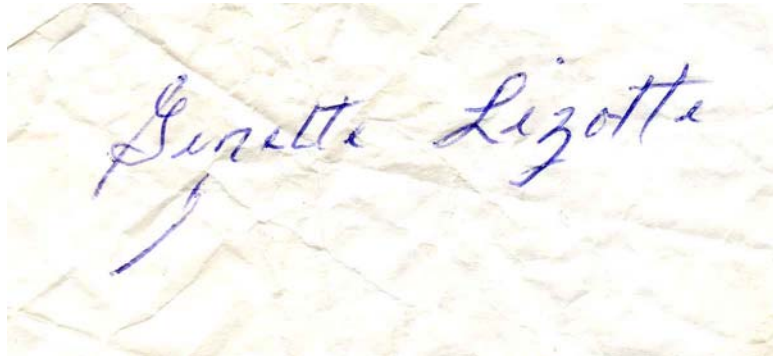


Fig. 16 : Signatures d'une patiente désafférentée (GL) datant de septembre 2002. En haut, la signature est (très bien) réalisée avec les yeux ouverts. Juste en dessous, avec les yeux fermés, on aperçoit le début de la signature : la patiente n'a pas senti qu'elle n'écrivait plus sur le papier dès le début de la signature, et a réalisé la suite « en l'air ».

La méthode de vibration

La méthode de vibration a été largement utilisée pour étudier le rôle de la proprioception dans le contrôle des mouvements d'atteinte de cible. Cette méthode consiste à appliquer une vibration sur le corps du muscle ou sur un tendon (Goodwin et al 1972 ; Roll et Vedel 1982). Ainsi, il a été maintes fois observé qu'une stimulation vibratoire appliquée sur le biceps brachii d'un sujet rendu aveugle (avec les yeux fermés ou des lunettes opaques) produit une illusion d'extension de l'avant-bras. La figure 17 illustre la perception illusoire d'étirement du muscle vibré.

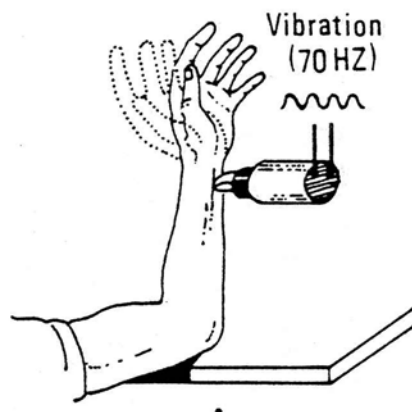


Fig. 17 La vibration d'un muscle fléchisseur du poignet entraîne une illusion d'extension du poignet (d'après Neiger et al. 1986)

Capaday et Cooke (1981) ont eu l'idée d'appliquer une telle vibration lors de mouvements mono-articulaires impliquant le coude (figure 18). Lorsque les sujets avaient les

yeux fermés, la vibration du muscle antagoniste au mouvement a résulté en une sous-estimation de la localisation de la cible. En effet, l'accroissement, par vibration, du flux afférent en provenance du muscle étiré pendant le mouvement de pointage « fait croire » au SNC que le mouvement a atteint son but d'où une erreur de sous-estimation. Précisons toutefois que la vibration du muscle agoniste n'a pas eu d'effet sur la précision des mouvements. Ces travaux ont donc permis de mettre en évidence le rôle de la proprioception (des muscles antagonistes) dans le contrôle en ligne des mouvements de bras.

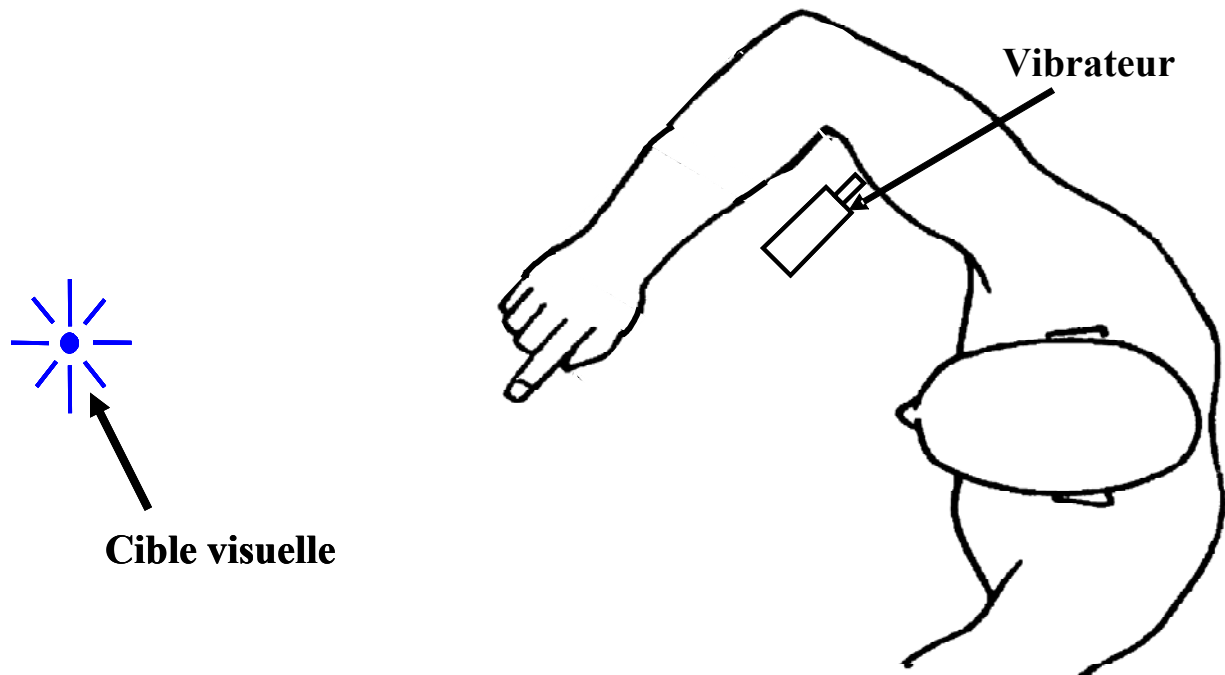


Fig. 18 : Méthode de vibration appliquée à la tâche de pointage

Redon et al. (1991) ont ensuite étendu les résultats de Capaday et Cooke (1981) à des mouvements de bras pluri-articulaires, en montrant que les boucles de régulation proprioceptives étaient d'une grande importance dans la phase finale d'ajustement du mouvement (i.e. pendant la phase de décélération). En combinant la méthode de vibration à un protocole où les mouvements étaient réalisés passivement, Cordo et al. (1995) ont montré avec la tâche de « lancer de frisbee® » que la proprioception et plus précisément les fuseaux neuromusculaires, qui sont les récepteurs principalement affectés par la vibration, étaient impliqués dans les processus de localisation de la main dans l'espace.

Une critique qui peut toutefois être adressée à la méthode de vibration est la difficulté de contrôler les effets réels de vibration. Ainsi, il est souvent précisé que la vibration d'un muscle provoque l'illusion que le muscle antagoniste est plus activé. Toutefois, dans l'étude de Sittig et al. (1987), les illusions des sujets ont clairement varié en fonction de la fréquence

de vibration appliquée sur le biceps (voir aussi les effets variés des différentes fréquences sur la précision des mouvements dans l'étude de Cordo et al. 1995). Ainsi à basse fréquence les sujets ressentaient l'illusion que le bras était plus fléchi que ce qu'il était vraiment alors qu'à plus haute fréquence, le bras était perçu comme en extension. Plus gênant encore, du fait de la stimulation vibratoire, le membre peut être perçu dans une configuration anatomique impossible (Craske 1977), suggérant que des processus d'ordre cognitifs vont intervenir pour tenter de solutionner le conflit. Ainsi, il convient de dire que la méthode de vibration permet de perturber ou de bruite le sens proprioceptif du muscle (e.g. Roll et Vedel 1982), mais que les effets objectifs d'une telle stimulation sont parfois difficiles à contrôler tant ils dépendent du placement du système de vibration sur l'appareil moteur étudié.

Comment perturber le comportement par le biais de la proprioception ?

D'autres perturbations que la vibration myotendineuse ont été utilisées pour étudier le rôle des feedback proprioceptifs. Ainsi, l'ajout inattendu ou imprévisible de résistance à l'avancement d'un mouvement réalisé en l'absence de vision a été utilisé pour voir si la proprioception permettait de prendre en compte de telles perturbations. Ce type de perturbation a été utilisé dans l'expérience initiale de Cordo (1990) décrite précédemment et malgré la charge inertielle appliquée au mouvement de bras, les sujets ont continué à ouvrir la main avec la même précision que quand il n'y avait pas de résistance. En complément, on pourra noter qu'au contraire, lorsque l'avancement du mouvement est facilité (réduction de la résistance à l'avancement), la précision est restée semblable à celle obtenue en condition contrôle, sans variation de la résistance au mouvement. Des résultats similaires ont été rapportés avec des charges inertielles qui ont été appliquées de façon imprévisible à l'initiation de mouvements d'atteinte de bras (Bagesteiro et Sainburg 2003 ; Smeets et al. 1990). En fait, on peut estimer que dans la vie de tous les jours, la masse que l'on doit déplacer (incluant le bras, mais aussi un objet tel qu'un verre ou un marteau que l'on utilise) n'est généralement pas connue exactement et les commandes motrices générées pour amener le bras à un endroit ciblé peuvent être sous-estimées ou sur-estimées. Pour mouvoir cette masse précisément et rapidement, un mécanisme de correction d'erreurs serait très utile. Ainsi, Smeets et al. (1990) ont observé que malgré l'ajout de 15 kg à la masse à déplacer (initialement de 5 kg), les sujets réalisaient le pointage en un seul mouvement. De plus, l'augmentation de l'erreur finale, bien que significative, n'a été que d'1 cm, qui plus est dans le sens d'une trop forte compensation (overshoot). En fait, comme le commenta Mary J.

Carlton (1983), cette compensation motrice lors de variations de masses semble résulter de l'interaction de plusieurs mécanismes, avec des latences plus ou moins courtes:

- la composition visco-élastique du muscle contribue à la résistance du muscle au changement de masse appliquée (Allum 1975)
- la perturbation mécanique déclenche des réponses réflexes (réflexe d'étirement, Cooke 1980) qui, comme l'ont proposé Day et Marsden (1982), pourraient servo-assister le mouvement en régulant son exécution afin qu'il atteigne la cible. Lorsque la perturbation est relativement faible, ces réponses réflexes peuvent suffire à compenser la variation de charge mais lorsque celle-ci est plus importante, les réflexes spinaux ne permettent pas d'exciter les motoneurones avec une intensité suffisante.
- dans le cas de variations importantes de charge appliquée sur le système moteur considéré, des réponses corticales sont nécessaires pour produire les profonds changements d'excitation motoneuronale. Ces réponses pourraient correspondre aux réponses intentionnelles, plus tardives que les réponses « automatiques », que Day et Lyon (2000) ont mises en évidence avec le protocole d'anti-point. En effet, Crago et al. (1976) ont montré que les réponses tardives aux perturbations mécaniques pouvaient être supprimées si le sujet était instruit avant le mouvement « de ne pas intervenir volontairement » suite à la perturbation.

Pour renforcer l'idée de processus de contrôle en ligne proprioceptif en réponse à des perturbations mécaniques et étendre leur généralité, on peut noter que ces mécanismes ont été mis en évidence au niveau des articulations du poignet (Rand et al. 2001), du coude et de l'épaule (Lacquaniti et Soechting 1986), pour ne parler que du membre supérieur. De plus, Gottlieb (1996) a montré que ces boucles de régulation proprioceptive du mouvement permettait de contrôler son geste même si une charge inertielle (une masse ajoutée au début du mouvement), élastique (augmentant avec le déplacement) ou visqueuse (augmentant avec la vitesse) était appliquée sur le bras. En général, ces études ont donc montré que le SNC pouvait utiliser les informations proprioceptives pour détecter et corriger des erreurs lorsque des forces externes sont appliquées pour modifier la trajectoire des mouvements. Avec ce type de situation, une étude de Shadmehr et collègues a montré, notamment avec des patients souffrant de la maladie de Huntington, que les ganglions de la base étaient impliqués dans la régulation proprioceptive du mouvement (Smith et al. 2000).

A titre d'exemple pour un autre type de perturbation, Elliott et al. (1999a, b) ont demandé à leurs sujets de pointer vers des cibles à l'aide d'un stylet métallique. Un champ électromagnétique pouvait être appliqué sur le stylet de manière à perturber ponctuellement la réalisation du mouvement. Les auteurs ont observé qu'avec et sans vision de la main dominante, les erreurs augmentaient relativement peu puisque les auteurs, qui ont quantifié le nombre d'essais où la cible était touchée ou ratée, ont rapporté une augmentation des erreurs de 24% avec vision à 33% sans vision (Elliott et al. 1999b).

En 1996, Coello et al. ont soumis leurs sujets à un environnement gravito-inertiel modifié. Les sujets devaient pointer à des cibles visuelles sans rétroaction visuelle du bras durant la réalisation du mouvement. Coello et al. (1996) ont observé que malgré les forces appliquées sur le bras durant les pointages, l'amplitude des mouvements n'était pas affectée, même lors du premier essai, suggérant un contrôle en ligne de l'amplitude des mouvements sur la base des afférences proprioceptives sur la localisation du bras. De manière intéressante, les auteurs ont observé que la direction des mouvements était significativement influencée par le champ de force lors du premier essai. Ceci pourrait suggérer que la direction des mouvements de bras soit principalement contrôlée à partir des boucles de rétroactions visuelles sur la localisation de la main (tout au moins pour ce type de perturbation, cf Bourdin et al. 2001), alors que l'amplitude serait principalement contrôlée via la proprioception. Les études que nous proposerons dans le chapitre expérimental tâcheront de mieux déterminer les contributions des différentes afférences au contrôle de l'amplitude ou de la direction des mouvements. Dans une récente étude, Bourdin et al. (2001) ont également observé que l'amplitude des mouvements n'était pas affectée par la modification du champ gravito-inertiel.

Durée des boucles de correction basées sur la proprioception de la main

Nous avons vu que l'estimation des délais de traitement des informations sensorielles est d'une grande importance pour les théories supportant l'hypothèse du contrôle du mouvement en boucle fermée. Redon et al. (1991) ont rapporté que la vibration d'un muscle, affectant principalement les fuseaux neuromusculaires, avait un effet sur la précision des mouvements de bras multi-articulaires en 200 ms environ. Cependant, la technique de vibration pourrait induire une sur-estimation du temps de traitement de l'information proprioceptive liée au temps nécessaire pour que l'illusion se mette en place. En fait, Higgins et Angel (1970) avaient trouvé que le temps de réaction à une perturbation détectée proprioceptivement était de l'ordre de 150 ms, confirmant des valeurs rapportées par Vince (1948) ou Chernikoff et

Taylor (1952). Dans l'étude de Higgins et Angel (1970), la tâche des sujets, qui ne pouvait entendre ou voir la perturbation, était de maintenir leur main en position stationnaire. Aussitôt qu'ils la sentaient bouger dans un sens, ils devaient produire une force de sens opposé pour maintenir leur main stable dans l'espace. Les temps mesurés entre le début du mouvement déclenché passivement et le début de la décélération de ce mouvement ont varié entre 108 et 169 ms. Il est intéressant de noter que, à la manière de Beggs et Howarth (1970) concernant le délai visuo-manuel (voir ci-dessous), les auteurs ont eu du mal à croire que l'information proprioceptive soit traitée aussi rapidement. Leur conclusion a alors été de proposer que des boucles internes liées aux efférences permettant de maintenir la main stable dans l'espace auraient été utilisées pour être comparées à une valeur de référence. Cette hypothèse, particulièrement improbable dans le cas de mouvements passifs où les efférences ne devraient varier que si un déplacement de la main est perçu, démontre surtout l'état d'esprit de l'époque où les spécialistes du contrôle du mouvement étaient persuadés que le traitement de l'information était long et coûteux.

Plus récemment, Smeets et al. (1990) ont observé qu'à la suite de l'ajout (ou du retrait) d'une charge inertielle à l'initiation du mouvement, des modifications de l'activité EMG du principal acteur du mouvement (le biceps) étaient observées quelques 40 ms après le début du mouvement. Le délai électromécanique, i.e. la latence entre le début de l'activité EMG et le début de l'activité cinématique résultante, semblant très variable (entre 10 et 100 ms pour le bras ; Elliott et al. 1999b), le délai entre la détection proprioceptive d'une perturbation et la mise en place de modifications au plan cinématique du mouvement serait d'environ 100 ms, une valeur avancée par de nombreux travaux (Carlton 1983 ; Chernikoff et Taylor 1952 ; Cordo et al. 1994 ; Newell and Houk 1983 ; Steyvers et al. 2001 ; pour une revue, Poulton 1981). En conclusion, il a été démontré que les boucles de rétroaction ont des délais assez réduits, ce qui supporte les nombreuses études qui ont proposé que la proprioception a un rôle déterminant dans la coordination des actes moteurs (Fleury et al. 1994b ; Forget et Lamarre 1987 ; Sainburg et al. 1993, 1995 ; Simoneau et al. 1999).

3.2.2 Contribution des boucles internes au contrôle des mouvements de pointage :

les copies d'efférences permettent-elles de localiser la main pendant le mouvement ?

« Le cerveau sert à prédire le futur, à anticiper les conséquences de l'action (la sienne ou celle des autres), à gagner du temps. »

A. Berthoz (1997) P 7

L'intérêt qu'offre le concept de copie d'efférence réside autant dans sa remarquable simplicité en terme de compréhension que dans sa grande utilité pour le contrôle moteur. Ces signaux d'origine efférente permettraient d'estimer la localisation de la main sans « attendre » les signaux afférents, dont les délais ont longtemps été sur-estimés. Toutefois, démontrer un rôle ou une propriété pour un concept assez abstrait (malgré l'existence irréfutable de décharges corollaires au sein du système nerveux) reste un défi ambitieux. En fait, quelles sont les évidences expérimentales de l'utilisation de ces signaux efférents?

En 1968, Paillard et Brouchon ont montré que les sujets parvenaient à mieux estimer avec une main la position de l'autre main lorsque cette autre main était déplacée activement plutôt que passivement. Les auteurs ont proposé que des boucles internes auraient pu permettre de mieux localiser la main en condition active, mais également que les récepteurs proprioceptifs auraient pu fournir une information plus précise en condition dynamique comparée à la condition statique. En 1983, Libet et al. ont demandé à des sujets d'estimer à quel moment ils initiaient leur mouvement. Libet et al. (1983) ont observé que les temps rapportés ont constamment anticipé le début réel du mouvement de 50 à 80 ms. Ceci indique que notre estimation du début d'un mouvement n'est pas basée sur des afférences sensorielles périphériques mais plutôt sur des signaux efférents. Il semblerait que ces signaux efférents soient également responsables de la perception d'un membre en mouvement pour des patients pourtant amputés de ce membre (illusion dite du membre fantôme ; pour une revue, Frith et al. 2000).

Dans une étude qui aura incontestablement contribué à la mise en évidence de boucles internes participant au contrôle du mouvement, Cooke et Diggles (1984) ont demandé à huit sujets de produire des réponses en direction de cibles visuelles. Deux cibles étaient utilisées dans le protocole, nécessitant soit une flexion, soit une extension du coude. Après que les participants aient appris à initier leur réponse le plus rapidement possible à la suite de l'illumination de l'une des deux cibles (TR de 250 ms environ), ils devaient réaliser 200 pointages. Les auteurs ont rapporté que parmi les 1600 mouvements enregistrés, 51

comprenaient une portion initiale qui était dirigée vers la mauvaise cible. Les auteurs ont déterminé à quel moment apparaissaient les premières modifications de trajectoire (renversements de direction). Cooke et Diggles (1984) ont rapporté que dans 18 essais, les corrections étaient observées moins de 90 ms après le début du mouvement. Pour les auteurs, le fait que les corrections les plus précoces aient été relevées seulement 30 ms après le début du mouvement indiquait :

“The evidence thus suggests that the detection of the initial error in movement direction in the present study was based on neither visual information of the moving limb or the displayed arm position nor on proprioceptive information from the limb. We suggest that the error detection and correction occur centrally.” (P 361)

La démonstration en conditions expérimentales du fait que des modifications du mouvement puissent être déterminées par le SNC sur la base d'une estimation ou d'une anticipation a sans doute contribué au développement de concepts tels que celui du modèle interne (plus précisément le modèle direct, « forward model »). Toutefois, nous suggérons que la méthode de calcul utilisée par Cooke et Diggles (1984) pour déterminer la durée des boucles internes est erronée. En effet, les auteurs annoncent dans le résumé (P348) :

« Error correction times (time from initiation to reversal of movement in incorrect direction) ranged from 30-150 ms »

Puis les auteurs indiquent (P 360) que :

« changes in the drive to the muscle resulting in the correction of the error movement can occur well before any sign of movement of the limb ».

Les auteurs admettent donc que le processus interne de modification de l'erreur a débuté avant le début du mouvement. En fait, comme Georgopoulos et al. (1981) venaient de le montrer précédemment, des modifications de commandes motrices (ou des nouvelles commandes motrices s'ajoutant aux précédentes) sur la base d'une nouvelle représentation interne de la localisation de la cible ont été réalisées pendant le temps de réaction, i.e. avant que le mouvement ne puisse être physiquement observé (voir les résultats similaires de van Sonderen et al. 1989). En fait, il est vraisemblable que les sujets se sont aperçus pendant le temps de réaction de leur erreur (choix de la cible) mais qu'ils n'ont pas pu « rattraper » (ou plutôt envoyer des commandes motrices aux muscles antagonistes) les commandes motrices envoyées. Toutefois, il semble difficile de savoir avec précision quand les sujets ont commencé à corriger leur erreur, ce qui rend difficile le calcul d'un temps de correction d'erreur. Cette étude de Cooke et Diggles (1984) a donc incontestablement démontré la

contribution de processus internes à l'ajustement des commandes motrices, mais les auteurs ont avancé des temps de correction d'erreur qui ne reflétaient sans doute pas la durée du processus de correction.

Le concept de boucles internes a souvent été employé par la suite pour justifier de faibles temps de réaction à des perturbations telles que des doubles sauts de cible (e.g. Prablanc et Martin 1992). Récemment, une étude de Bard et al. (1999) a montré que des mouvements de bras pouvaient être contrôlés en ligne sans afférences sensorielles permettant de localiser la main. Ainsi, Bard et al. (1999) ont observé qu'une patiente désafférentée pouvait atteindre une cible visuelle même si ses mouvements étaient très rapides (30 cm en 250 ms), que la patiente ne pouvait voir ses mouvements et que la cible était déplacée quelques ms avant le début du mouvement, de façon non perçue. Les auteurs ont donc suggéré que le SNC pouvait corriger des trajectoires de mouvement de bras sur la base de la copie d'efférence. En effet, considérant que pour atteindre la cible, la position de la main devait également être connue, Bard et collaborateurs ont indiqué que leurs données supportaient l'hypothèse de boucles internes rapides, basées sur la copie d'efférence, qui auraient été utilisées pour localiser la main pendant le mouvement. Nous discuterons plus spécifiquement ce dernier point dans l'étude 4 du chapitre expérimental, mais l'on peut rapporter dès maintenant les récentes études de Fournieret (Fournieret et Jeannerod 1998; Fournieret et al. 2002) qui ont suggéré que la copie d'efférence ne semblait pas permettre de coder (ou plutôt d'estimer précisément) la localisation de la main dans l'espace.

Dans l'étude de Fournieret et al. (2002), les participants devaient tracer une ligne droite avec un stylet sur une tablette graphique. Cependant, ni la main ni le stylet ne pouvaient être vus et seul un écran-vidéo situé en face d'eux leur indiquait la trajectoire de leur mouvement. Un biais pouvait être introduit entre la trajectoire réelle des mouvements et la trajectoire présentée sur l'écran. Ainsi, lorsque les sujets traçaient effectivement une ligne droite, la trajectoire représentée sur l'écran pouvait dévier vers le côté. Pour compenser ce biais, les sujets devaient produire des modifications d'ordre directionnel à leurs mouvements. Fournieret et al. (2002) ont rapporté que tous les sujets sains ainsi que la patiente désafférentée avaient réussi à réaliser la tâche. Toutefois, si les sujets normaux se sont aperçus des déviations de trajectoire qu'ils produisaient puisqu'ils ont pu les décrire verbalement, la patiente ne s'est pas rendue compte de la supercherie. Ces résultats indiquent donc que la patiente n'a pas pu, grâce à des signaux efférents, se rendre compte des mouvements (i.e. de la position de la main à chaque instant) qu'elle produisait.

Nous verrons dans l'étude 4 de la partie expérimentale du présent travail que, en accord avec de nombreux travaux, nous mettons en doute l'hypothèse selon laquelle le positionnement de la main pourrait être précisément déterminé à partir de copies d'efférences. Ces signaux efférents internes seraient par contre utilisables à d'autres fins comme la coordination entre le transport d'un objet avec une main et la saisie de cet objet avec l'autre main (Simoneau et al. 1999) ou l'anticipation des conséquences d'une action à venir sur l'appareil moteur (Hugon et al. 1982 ; Sainburg et al. 1999). Ces signaux permettraient également la coordination entre mouvements oculaires et mouvements de bras (e.g. Gauthier et Mussa-Ivaldi 1988 ; Vercher et al. 1996). De nouveaux arguments peuvent d'ailleurs être données sur la base de ces deux études. Dans l'étude de Gauthier et Mussa-Ivaldi (1988), les auteurs indiquent que le singe désafférenté ne pouvait suivre des yeux son bras (non visible) en mouvement. Cette observation, combinée à celle (non publiée) de Vercher et al. (1996) que des patients humains désafférentés ne parvenaient pas non plus à suivre des yeux leur bras (invisible) en mouvement, indique qu'au moins pour ce genre de tâche, les signaux efférents ne peuvent être utilisées par le SNC pour donner une information de localisation de main.

3.2.3 Contribution de la vision de la main au contrôle en ligne des mouvements de pointage

La vision contribue au contrôle des mouvements de pointage.

Cette affirmation qui semble tellement triviale a pourtant été sujette à de nombreuses discussions scientifiques. Nous verrons dans la partie expérimentale de ce travail (Expérience 2 notamment) qu'il existe encore un débat sur le rôle des informations visuelles relatives à la localisation de la main dans le contrôle en ligne des mouvements de bras. Les différentes méthodes utilisées pour étudier plus en avant ce rôle ont toutes consisté à manipuler l'information visuelle disponible pour en mesurer l'effet sur les mouvements de pointages.

La méthode de suppression d'information: vision vs non vision

En 1899, Woodworth s'est intéressé au conflit vitesse – précision et en vint à étudier la contribution de la vision en supprimant la vision du membre pendant le pointage (en demandant au sujet de fermer les yeux). L'idée était qu'en « ouvrant » la boucle de contrôle visuelle et en comparant la précision obtenue à celle observée en condition de boucle visuelle fermée, l'expérimentateur pouvait alors étudier en isolation le rôle des informations visuelles relatives à la localisation de la main dans le contrôle en ligne des mouvements de pointage. L'ambiguïté liée à ce type de méthodologie est qu'en fermant les yeux, les sujets sont privés des afférences visuelles permettant de localiser la main mais aussi la cible. La diminution de

précision généralement observée pourrait alors ne provenir que de l'absence d'informations visuelles sur la localisation de la cible. De nombreuses expériences plus récentes, où ce paramètre a été mieux contrôlé, ont montré la contribution en ligne des rétroactions visuelles sur la localisation de la main à la précision des mouvements dirigés (pour revues, voir Carlton 1992, Jeannerod 1988 et Paillard 1996). En effet, les sujets sont généralement plus précis lorsqu'ils peuvent voir leur main pendant le mouvement par rapport à lorsqu'ils ne peuvent pas la voir (Elliott 1988; Hay et Beaubaton 1986 ; Prablanc et al 1979b; Zelaznik et al. 1983). La vision de la main permettrait donc de corriger pendant le mouvement des erreurs dans la programmation ou l'exécution du mouvement.

Une légère variante de la méthode de suppression a consisté à manipuler la possibilité de voir ou non certaines portions du mouvement. Carlton (1981a) a ainsi observé que la vision de la portion finale de la trajectoire était particulièrement importante pour l'atteinte de cibles, comme Woodworth l'avait déjà proposé en 1899. En effet, Carlton (1981a) et Beaubaton et Hay (1986) ont observé que la précision d'un mouvement était similaire lorsque toute la trajectoire ou seulement la portion finale était visible, i.e. quand l'écart main – cible était visible jusqu'à la fin du mouvement. Par contre, lorsque les sujets ne pouvaient voir la portion finale du mouvement, il y avait une diminution significative de la précision. Ceci pouvait donc signifier que l'information visuelle de localisation de main dans la portion initiale du mouvement, en vision périphérique, ne contribuait pas significativement au contrôle en ligne des mouvements de bras, et que la contribution de l'information visuelle de localisation de main au contrôle en ligne était limitée à la portion finale du mouvement. Dans une autre étude consistante avec cette conclusion, Rizzo et Darling (1997) ont montré qu'un patient ne pouvant voir qu'avec son système de vision centrale (car dépourvu de vision périphérique) parvenait à atteindre un niveau de précision similaire à des sujets sains dans une tâche de pointage. Ces faits expérimentaux ont été utilisés pour supporter l'hypothèse que les corrections observées pendant la réalisation d'un mouvement étaient spécifiquement liées à la possibilité de voir simultanément la main et la cible et ainsi comparer leurs positions respectives (Proteau 1992). Toutefois, comme le soulignent Saunders et Knill (2003), supprimer les informations visuelles pour répondre aux questions liées aux contributions des informations visuelles est une méthodologie conduisant à des résultats à interpréter avec précaution. Ainsi, de nouvelles stratégies compensatoires peuvent être mises en place et expliquer l'absence de différence entre les conditions de vision – non vision. De plus, nous avons vu que Desmurget et al. (1997) ont invalidé l'hypothèse d'un guidage strictement

visuo-visuel des mouvements d'atteinte manuelle (voir aussi les travaux sur primates non-humains de Paillard et Beaubaton publiés en 1976 conduisant à la même conclusion).

A l'opposé des travaux où la contribution de la vision de la portion initiale était négligeable pour le contrôle courant des mouvements, de nombreux travaux comme ceux de Spijkers et Spellerberg (1995) ont montré l'importance de la vision de la portion initiale du mouvement. La conclusion de ces auteurs était en fait que le contrôle en ligne du mouvement était doté d'une puissante flexibilité qui lui permettait d'utiliser l'information visuelle de la main provenant de toute portion du mouvement, pour corriger des erreurs dans la réalisation du mouvement. Nous verrons que les travaux de Bard et al. (1985 ; 1990) et de Blouin et al. (1993c) permettent de mieux comprendre de nombreux résultats présentés ci-dessus.

La contribution des informations visuelles au contrôle en ligne du mouvement a également bien été illustrée grâce à des protocoles où étaient appliquées sur le bras des forces externes telles qu'un champ électro-magnétique variable (Elliott et al. 1999a, b) ou des forces gravito-inertielles nouvelles (Bourdin et al. 2001). En plaçant des sujets dans un champ gravito-inertiel modifié, Bourdin et al. (2001) ont en effet observé que la vision du bras permettait au sujet de modifier la trajectoire de leur mouvement dès le premier essai où les sujets découvraient la perturbation. Cette expérience n'était toutefois pas réalisée pour étudier le contrôle en ligne des mouvements de bras (pour lequel des perturbations imprévisibles sont utilisées) mais plutôt pour déterminer l'influence de la vision dans le contrôle adaptatif des mouvements de pointage. L'expérience d'Elliott et al. (1999a, b) où un champ électro-magnétique pouvait être appliqué sur le stylet de manière à perturber ponctuellement la réalisation du mouvement a clairement permis de démontrer la puissance des mécanismes de régulation visuelle du mouvement. En effet, les auteurs ont observé que la vision de la main permettait aux sujets d'atteindre aussi précisément la cible qu'il y ait une réduction, une augmentation ou aucune variation de l'intensité du champ. En moyenne, les sujets atteignaient la cible dans 76% des essais (Elliott et al. 1999b). Cette observation supporte donc l'idée selon laquelle les boucles de correction visuelles permettent de corriger des erreurs importantes de la trajectoire du mouvement. Cependant, la limite d'un tel résultat est qu'il ne permet pas de différencier complètement la contribution des boucles de régulations basées sur les informations visuelles de localisation de main par rapport aux informations proprioceptives. En effet, lorsque les sujets étaient privés de vision de la main, ils parvenaient encore à atteindre la cible dans 67% des essais. Il n'est alors pas possible d'affirmer avec certitude que les résultats obtenus avec vision de la main sont dus à l'utilisation exclusive de l'information visuelle, que l'information visuelle n'a permis qu'une augmentation de la

performance de 9% ou que la performance obtenue est due à la combinaison des informations visuelles et proprioceptives.

A ce propos, il est intéressant de noter que Redon et al. (1991) avaient observé des augmentations significatives d'erreur lorsqu'une vibration était appliquée sur le biceps lors de mouvement de bras (non visible). Toutefois, ces erreurs disparaissaient lorsque les sujets pouvaient voir leur main. L'importance des rétroactions basées sur les informations visuelles de localisation de main a également été clairement démontrée par les études qui ont rapporté que si des sujets désafférentés ont cette information visuelle (qui demeure leur seule source de feedback les renseignant sur la localisation de leur membre), les patients sont aussi précis que des sujets sains (Blouin et al. 1993b ; Fournier et al. 2002; Ghez et al. 1995 ; Nougier et al. 1996). Gauthier et Mussa-Ivaldi (1988) ont pu observer les effets de la désafférentation de babouins entre les vertèbres C2 et T2. Les auteurs ont rapporté que dès le premier jour après l'opération, chaque animal :

« was able to bring the deafferented arm up to a piece of apple presented at eye level though with some oscillations. [...] The animal, under visual control, strongly grasped the food and usually was able to bring it precisely to the mouth » (P144)

Malgré les déficits causés par la désafférentation, ces travaux montrent donc bien que la vision permet de réaliser à nouveau des mouvements précis quelques jours seulement après la perte de proprioception⁹. L'étude de Ghez et al. (1995) chez des hommes et femmes désafférentés (à la suite de neuropathies) a cependant montré que la vision du membre pendant le mouvement ne permettait qu'un modeste gain en précision comparé à lorsque la vision du membre est disponible jusqu'à l'initiation du mouvement. Comme nous l'avons déjà dit, les études existant sur les patients désafférentés ne semblent donc pas permettre de tirer des conclusions définitives sur le type de contribution (proactive ou rétroactive) de la vision du membre dans le contrôle de mouvements de bras. Cette interrogation sur la contribution proactive ou rétroactive de la vision du membre pendant le mouvement a d'ailleurs été analysée par de nombreux auteurs. Ainsi, on peut remarquer avec les protocoles de suppression de l'information souvent utilisés pour étudier la contribution de la vision du membre au contrôle courant du mouvement, que les sujets réalisent à la fois des essais avec et sans vision de la main pendant le mouvement. Certains auteurs ont avancé la possibilité que les sujets utilisent l'information visuelle d'erreur terminale pour ajuster les commandes

⁹ La récupération nécessaire semble être plus longue lorsque la désafférentation est plus générale (Cole 1998).

motrices initiales des mouvements subséquents (stratégie « offline », Bard et al. 1985 ; Connolly et Goodale 1999 ; Khan et al. sous presse). L'effet de ce type de connaissance du résultat a en effet été clairement montré par Beaubaton & Hay (1986) ou Abahnini et al. (1997). Ces résultats ont été utilisés encore récemment par des auteurs comme Bédard et Proteau (2001, 2003) pour dire que l'information visuelle dynamique de la main ne serait pas utilisée en ligne pour contrôler nos mouvements de bras, hypothèse que nous avons directement testé dans l'étude 2 du chapitre expérimental.

De plus, une critique avancée, et expérimentalement vérifiée, par Zelaznik et collaborateurs (1983) ou encore Elliott et Allard (1985) à l'égard de ce type de paradigme a été que lorsque les sujets ne savent pas si ils vont pouvoir voir leur main pendant le mouvement rapide, ils se préparent à agir comme si cette information visuelle n'allait pas être disponible. Une hypothèse que l'on peut proposer est que cette stratégie pourrait augmenter les délais de traitement, ce qui expliquerait que la vision de la main ne puisse être utilisée pour le contrôle en ligne de mouvements rapides dans des situations avec une telle incertitude. Dans des situations avec une forte contrainte temporelle, des réponses automatiques (telles que celles identifiées par Day et Lyon 2000) permettraient éventuellement de corriger un minimum d'erreur, mais les réponses à caractère un peu plus volontaire, nécessaires pour réaliser des corrections plus importantes, ne pourraient être mises en place.

La méthode de perturbation

Cruse et al. (1990, P 58) ont rapporté un exemple très intéressant d'expérience de « distortion » du feedback visuel de la main, réalisée par Nielsen (1963). Nielsen avait demandé à des sujets de tracer une ligne droite. La main gantée que les sujets pouvaient voir n'était toutefois pas la leur mais celle de l'expérimentateur. Lorsque la main visible faisait une courbe plutôt qu'une ligne droite, les sujets produisaient une déviation de leur propre mouvement de main dans le sens opposé. Ceci montre bien que l'information visuelle de localisation de main a été utilisée pour corriger une erreur de trajectoire.

En 1989, Jakobson et Goodale ont utilisé des prismes déviant le champ visuel de 11° pour que les sujets réalisent, et perçoivent visuellement, des erreurs dans la trajectoire des mouvements par rapport à la cible. Les résultats ont montré que les sujets parvenaient à atteindre la cible avec une très bonne précision, et ce dès le premier essai d'exposition prismatique. Une analyse cinématique a montré que les premières modifications de trajectoire du mouvement étaient observées aux deux tiers de la distance à parcourir pour atteindre la cible (toutefois, les temps de mouvement n'ont pas été rapportés). Cette expérience rappelle

d'ailleurs celle d'Elliott et Allard (1985), où les sujets avaient pu utiliser l'information visuelle relative à la localisation de leur main pour compenser les erreurs dues au port de lunettes prismatiques déplaçant le champ visuel de 15°, malgré la rapidité des mouvements (170 ms en moyenne pour une cible située à 20 cm). Toutefois, le fait que les sujets d'Elliott et Allard (1985) aient dû porter des prismes pourrait avoir conduit les sujets à élaborer des stratégies ou à détecter un conflit sensoriel. En utilisant des prismes déviant le champ visuel de 3° que les sujets n'ont pas consciemment perçu (les sujets pensaient que les lunettes ne déviaient pas le champ visuel), Jakobson et Goodale (1989) ont cependant montré un contrôle en ligne très efficace sur la base des informations visuelles de la main. Plus récemment et en utilisant une technique de réalité virtuelle (permettant de modifier la position visuellement perçue de la main de façon progressive, sans que le sujet ne s'en aperçoive), Saunders et Knill (2003) ont montré que l'information visuelle de la main était utilisée pour ajuster la trajectoire des mouvements de pointage.

Ces dernières années, il y a eu un développement des tâches basées sur des « vidéo-pointages » pour étudier le contrôle moteur. Dans ce type de tâche, une souris est généralement dirigée avec la main pour guider les pointages d'un curseur sur un écran vers des cibles présentées sur ce même écran. Fournier et Jeannerod (1998) ont demandé à des sujets de tracer une ligne sur une tablette graphique en 2 à 3 s. La main était cachée mais les sujets pouvaient voir le curseur à l'écran. Malgré l'introduction d'une déviation de la trajectoire du curseur par rapport à la trajectoire de la main, les sujets ont continué à tracer une ligne droite, i.e. qu'ils ont utilisé en ligne les informations visuelles relatives au déplacement du curseur pour corriger la déviation expérimentalement induite. Ainsi, pour produire un déplacement linéaire du curseur, les sujets ont produit une trajectoire courbe avec la main.

Plus récemment, Brenner et Smeets (2003b) ainsi que Nijhof (2003) ont observé que des modifications inattendues de la position de la représentation visuelle de la main étaient rapidement compensées (entre 100 et 150 ms pour Brenner et Smeets ; un peu moins de 200 ms pour Nijhof) et que les sujets parvenaient à amener le curseur sur la cible. Cependant, il est vrai que les mouvements demeuraient relativement lents (1 s pour parcourir 14 cm) dans l'expérience de Nijhof (2003). Les mouvements réalisés par les sujets de Brenner et Smeets (2003b) étaient d'environ 500 ms pour environ 10 cm à parcourir, soit des mouvements pas très rapides non plus. Ces études supportent en tout cas l'hypothèse d'un contrôle en ligne sur la base de l'information visuelle relative à la localisation de la représentation visuelle de la main.

Une récente étude de Clower et Boussaoud (2000) a toutefois montré que ce type de vidéo-pointage ne sollicitait pas exactement les mêmes mécanismes que ceux sous-tendant les situations plus écologiques telles que les tâches d'atteinte manuelle de cible. Nous devons donc demeurer prudents quant à la généralisation de résultats obtenus dans des tâches de vidéo-pointage pour des mouvements d'atteinte manuelle dont il est question dans cette thèse. Nos travaux nous amèneront à discuter les contributions respectives des informations visuelles relatives à la position de la main par rapport aux informations proprioceptives, alors que pendant la réalisation de vidéo-pointages, il est possible que l'information proprioceptive soit négligée au profit de la seule information visuelle lorsque celle-ci est présente¹⁰. En utilisant également une tâche de vidéo-pointage, Bédard et Proteau (2003) ont cependant observé que les sujets ne parvenaient pas à utiliser l'information visuelle du curseur pour des mouvements de 300 ms. L'utilisation d'un manipulandum vraisemblablement plus complexe d'utilisation qu'une souris pourrait être à l'origine de ce résultat contradictoire par rapport aux études de Brenner et Smeets (2003b) et Nijhof (2003).

Durée des boucles de correction basées sur la localisation visuelle de la main

« the time required to identify, decide, and initiate within-movement corrections based upon visual feedback [...] has been called visual feedback processing time. Estimation of visual feedback processing time is not just an empirical adventure. Much theorizing about the control of movements via motor programs rests upon the hypothetical time delays in the processing of feedback »

Zelaznik et al. (1983) P 218

La loi de Fitts (1954), une des premières formalisation mathématique du contrôle du mouvement, indique que plus le mouvement est réalisé rapidement, moins la précision du mouvement est bonne. En ligne avec les travaux de Woodworth (1899), l'idée sous-jacente était que ce qui pourrait expliquer ces résultats était la moins bonne utilisation, voire l'impossibilité d'utiliser les informations afférentes disponibles pour contrôler le mouvement. En combinant la méthode d'isolation vue ci-dessus avec une méthode de variation du temps de mouvement, certains auteurs ont ainsi voulu investiguer plus en détail la contribution des rétroactions visuelles au contrôle en ligne des mouvements d'atteinte.

Woodworth (1899), Vince (1948) puis Keele et Posner (1968) sont à compter parmi les pionniers de ce genre d'études. Les premiers travaux portant sur le contrôle visuel des

¹⁰ Pennel et al. (2003) ont cependant montré que l'information proprioceptive était utilisée pour initier des mouvements vidéo-contrôlés.

mouvements d'atteinte ont donc consisté à comparer la précision obtenue lorsque le sujet voit sa main pendant le mouvement avec la précision résultant de pointages sans vision du membre, tout en variant le temps de mouvement. La première estimation du délai visuo-manuel exprimée par Woodworth (1899), qui utilisait une tâche avec des mouvements aller-retours, a été de 450 ms, une valeur également rapportée par Vince (1948). Woodworth (1899) observait en effet que pour des mouvements durant plus de 450 ms, il y avait un bénéfice à voir son mouvement étant donné que le mouvement de retour était plus précis par rapport à la condition avec les yeux fermés. A l'opposé, pour des temps de mouvement inférieur à 450 ms, la performance était sensiblement similaire et Woodworth proposa que cette absence de différence s'expliquait par l'impossibilité pour les sujets de traiter l'information visuelle de la main en aussi peu de temps. Nous avons déjà souligné le fait qu'en fermant les yeux, les informations visuelles relatives à la fois à la main mais aussi à la cible sont supprimées. De plus, il ne semble pas correct d'utiliser la valeur de 450 ms comme temps minimal de traitement de l'information visuelle si l'on considère que celle-ci n'est utilisée que dans la phase retour du mouvement (voir également Vince 1948). En outre, Carlton (1992) fera bien remarquer que :

« It was difficult to understand why the visual processing delay should be so long, when choice visual reaction times were typically only 250 ms » (P 8).

Par la suite, Keele et Posner (1968) ont essayé de mesurer le temps de traitement de l'information visuelle de la main (seule, la cible restant visible en toutes circonstances dans cette expérience). En supprimant de façon aléatoire la vision du mouvement (par l'extinction d'une lumière) précisément au moment où le mouvement débutait, ces auteurs ont observé que la vision de la main permettait une meilleure précision des mouvements de pointage lorsque le temps de mouvement était de 267 ms en moyenne. Toutefois voir la main pendant le mouvement n'influçait pas la précision du pointage lorsque le temps de mouvement était de 190 ms en moyenne. Keele et Posner (1968) ont donc précisé une gamme de temps de mouvement (entre 190 et 267 ms) à partir de laquelle l'effet de rétroactions visuelles sur la localisation de la main ne pouvait plus être observable sur le comportement moteur des individus. D'après ces auteurs, ce temps représenterait le délai d'intervention des boucles de rétrocontrôle visuel. Confirmé par d'autres travaux pendant plusieurs années, ce délai d'environ 200 ms a longtemps influencé les scientifiques dans leur conception du contrôle du mouvement. A titre d'exemple, Beggs et Howarth (1970) ont rapporté que le temps d'utilisation de l'information visuelle était d'environ 290 ms. Pourtant, dans une condition expérimentale, les auteurs avaient calculé un temps de traitement de 165 ms mais les auteurs

ont écrit « there seems to be an anomalous result » (P 758), ce qui tend à montrer la croyance établie selon laquelle les délais des boucles de rétroaction ne pouvaient être aussi réduits.

Des études plus récentes utilisant un protocole similaire dans le principe ont pourtant montré la possibilité d'utilisation de la vision pour contrôler le mouvement avec un délai d'intervention ramené à une centaine de millisecondes. Il semblerait qu'une étude de Conti et Beaubaton (1976) soit une des premières indications d'un temps de traitement plus court que celui proposé par Keele et Posner (1968) ou Beggs et Howarth (1970). En effet, Conti et Beaubaton (1976) ont notamment observé que lorsque les mouvements étaient réalisés en moins de 200 ms, voir la portion initiale de la trajectoire permettait de réaliser moins d'erreurs que lorsque aucune information visuelle n'était disponible.

Les travaux de Carlton (1981a) ont permis une estimation plus précise du temps nécessaire pour que l'information visuelle de la main ait un effet sur la cinématique du mouvement. Ainsi, lorsque l'information visuelle devenait disponible en cours de mouvement pour la portion finale du mouvement, un délai moyen de 135 ms a été rapporté avant d'observer des modifications du profil de vitesse du mouvement. Fait intéressant remarqué par Carlton (1981a), une estimation du temps de traitement de l'information visuelle de cet ordre avait déjà été observée au niveau du système oculomoteur par Becker et Fuchs (1969). En effet, Becker et Fuchs avaient rapporté que les saccades avaient tendance à être hypométriques, i.e. à être toujours de trop faible amplitude (d'environ 10%) par rapport à la localisation de la cible. Pour fovéaliser la cible, une saccade dite de correction était donc réalisée. Becker et Fuchs (1969) ont estimé que le temps moyen séparant la fin de la première saccade du début de la seconde saccade était de 130 ms, soit une valeur très similaire à celle que Carlton rapporta pour le système manuel. Toutefois, cette courte latence inter-saccadique aurait pu être due au fait que ces deux saccades soient pré-programmées, i.e. que le SNC ait décidé dès l'initiation de la première saccade de fovéaliser la cible en deux saccades. Cette hypothèse a cependant été invalidée par la suite grâce à des travaux de Prablanc et Jeannerod (1975). En effet, ceux-ci ont montré que le déclenchement de la seconde saccade n'était effectif que si un signal d'erreur rétinienne était présent à la fin de la première saccade. Ainsi, c'est bien un signal visuel qui était détecté et traité pour amener un ajustement d'ordre moteur. Le fait que Carlton ait réalisé cette analogie avec le système oculomoteur, déjà largement étudié par la communauté scientifique à l'époque, a sans doute contribué à faire accepter cette valeur assez réduite du temps de traitement de l'information visuelle, longtemps estimé approximativement au quart de seconde. De plus, Carlton (1981a) a également montré qu'une méthode basée sur une analyse détaillée de la cinématique du mouvement pouvait

représenter une méthode sensible et fiable d'estimation de délais d'intervention de mécanismes nerveux spécifiques.

Par la suite, les résultats de Beaubaton et Hay (1986) ont supporté les résultats de latences d'utilisation très courtes. Ces auteurs ont en effet observé que l'erreur terminale de pointage observée sans vision de la main était réduite en condition de vision de la main (vision de toute la trajectoire ou seulement de sa partie terminale) pour des mouvements de durée comprise entre 110 et 150 ms (voir également Bard et al. 1985 ; Hay et Beaubaton 1986). De nombreuses études ont rapporté de tels délais de prise en compte de l'information visuelle de la main (Blouin et al. 1993c; Elliott et Allard 1985; Khan et al. sous presse; Zelaznik et al. 1983; pour revues, Carlton 1992; Paillard 1996)

Comme nous avons vu précédemment, une limitation aux protocoles en blocs résidait en la prédictibilité des perturbations et donc des ajustements moteurs à pouvoir fournir. Toujours dans le but de tester la contribution de l'entrée visuelle au contrôle de mouvement d'atteinte, Smith et Bowen (1980) ont eu l'idée de fournir aux sujets un retour visuel retardé par rapport au mouvement réel du bras grâce à un système de caméra-vidéo. Les sujets qui ont participé à cette étude pouvaient ainsi voir leur main pendant l'exécution du mouvement, mais l'information visuelle qui leur était présentée avait un léger retard temporel (66 ms) par rapport au mouvement courant du bras. Pour les mouvements réalisés en 164 ms en moyenne, le délai de 66 ms a entraîné une hypermétrie (« overshoot ») par rapport à la condition sans délai. Cette observation suggère que la durée minimale des boucles de correction basées sur l'information visuelle de la main est d'au plus 100 ms environ, sinon le délai de 66 ms n'aurait pas affecté les mouvements réalisés en 164 ms.

Au vu de l'ensemble des travaux effectués sur le sujet, il semble donc que la vision du bras contribue au contrôle courant des mouvements d'atteinte réalisés avec le bras, mais que cette contribution n'est applicable qu'aux mouvements durant plus de 100 ms (Bard et al. 1985, 1990 ; Blouin et al. 1993a ; Conti et Beaubaton 1976 ; Elliott et Allard 1985 ; Smith et Bowen 1980). L'importante variabilité entre les durées des boucles visuo-motrices, peut cependant laisser sceptique sur la possibilité de connaître un jour la latence visuo-motrice. De plus, comme annoncé précédemment, la variabilité des estimations du délai visuo-moteur a probablement pour origine (ou au moins pour partie) les différentes méthodes expérimentales employées. Dans l'expérience de Keele et Posner (1968) par exemple, les sujets étaient soumis à une suppression aléatoire de l'information visuelle de localisation de main. Or nous avons vu l'élément important apporté par Zelaznik et al. (1983) selon qui cette incertitude quant à la disponibilité de l'information visuelle pendant le mouvement pouvait mener le sujet

à se préparer à agir sans (stratégie « par défaut »), ce qui pourrait nuire à un traitement optimal de l'information visuelle (voir aussi Elliott et Allard 1985). D'autre part, une mesure de la performance par une évaluation du nombre de contacts réalisés avec la cible (donnant lieu à un % de réussite, utilisé par Keele et Posner (1968) notamment) est moins sensible qu'une mesure d'exactitude ou de variabilité de la réponse motrice (Bard et al. 1985 ; Zelaznik et al. 1983) ou qu'une analyse cinématique détaillée (Blouin et al. 1993c ; Carlton 1981a ; Saunders et Knill 2003). En fait, Young et Zelaznik (1992 ; P76) en viendront à dire que :

« trying to estimate an absolute minimum time in which visual feedback can be processed may not be the best way to increase our understanding of visual feedback processes »

Malgré leur variabilité, les résultats présentés ci-dessus montrent que la limite temporelle empêchant tout contrôle rétroactif visuel est inférieure à ce qui a pu être initialement pensé. Nous pouvons donc utiliser le délai d'intervention aussi bref que 100 ms comme argument pour supporter l'hypothèse d'un contrôle en ligne efficient sur la base des informations visuelles relatives à la localisation de la main. Nous tâcherons cependant de montrer dans le prochain paragraphe que la distinction de deux systèmes visuels, associée à la dualité amplitude / direction, pourrait être à la source de certains résultats contradictoires présentés auparavant.

Distinction entre amplitude et direction comme paramètres du mouvement

Les résultats expérimentaux que nous venons de présenter sont pour la plupart basés sur l'idée implicite que les informations visuelles sont traitées à travers un canal unique. Or de nombreuses études ont montré l'intervention différenciée de systèmes visuels centraux et périphériques, en fonction de leurs caractéristiques anatomo-physiologiques (se rapporter à la Section 1, Rappel sur le système visuel). Ainsi l'observation que le système visuel est composé de deux canaux est fortement corrélée avec l'idée d'un contrôle visuel différencié pour l'amplitude et la direction des mouvements d'atteinte manuelle (Bard et al. 1985, 1990; Paillard 1980, 1982, 1996). La rétine centrale (fovéa) est particulièrement sensible à la discrimination, la forme et la couleur. « Because gaze usually remains strongly anchored to the target during the whole course of the pointing movement » (Paillard 1996, P 403), la rétine centrale pourrait donc permettre d'assurer la précision d'un pointage en estimant séquentiellement les positions relatives de la main par rapport à la cible. L'hypothèse a été proposée que le fait que ce canal visuel, dit statique, estime des positions indique qu'il va

participer à l'évaluation des corrections terminales du mouvement, i.e. au contrôle de l'amplitude et de la direction du mouvement. La rétine périphérique est quant à elle sensible au mouvement de l'image de la main projetée sur la rétine pendant la réalisation du mouvement, toujours du fait de la fovéalisation précoce de la cible. La rétine périphérique est donc apte à fournir au SNC une information sur la direction du mouvement durant la phase de transport. Il est intéressant de noter que pour les mouvements d'atteinte où la main doit être stoppée sur la cible, le profil de vitesse « en cloche » est asymétrique, avec une phase de décélération prolongée par rapport à la phase d'accélération. Ainsi, durant une première partie du mouvement où la vitesse est élevée, la main est généralement vue en vision périphérique (qui a une haute résolution temporelle), et durant la phase finale du mouvement où la vitesse est considérablement réduite, la main est vue en vision centrale (qui a une faible résolution temporelle).

L'existence de ces deux canaux visuels impliquant deux procédés de traitement dissemblables, cette théorie supporte également l'hypothèse que l'amplitude et la direction d'un mouvement seraient contrôlées selon des processus différents, du moins pendant la réalisation d'un mouvement d'atteinte manuelle. Ainsi, si nous avons déjà vu que la vision du membre permettait généralement d'être plus précis, il a également été montré que le contrôle de nos mouvements visuo-guidés différait selon les contraintes d'amplitude et de direction du mouvement la tâche.

Notons par exemple que Bard et al. (1985) et Blouin et al. (1993a, c) ont observé une meilleure précision directionnelle de mouvements très rapides (110ms), non contraints en ce qui concerne leur amplitude, lorsque les sujets voyaient seulement la portion initiale de leur mouvement par rapport à la condition où ils n'avaient aucun retour visuel de la trajectoire de la main. En fait, la précision directionnelle des mouvements en condition de vision de la portion initiale du mouvement était similaire à celle obtenue lorsque la trajectoire entière du mouvement était visible. Ces résultats rappellent donc ceux obtenus par Conti et Beaubaton (1976) en ce qui concerne la précocité de l'utilisation des informations visuelles. Toutefois, l'apport supplémentaire des données de Bard et al. (1985) et de Blouin et al. (1993a, c) est qu'elles supportent l'hypothèse d'une boucle visuelle rapide à partir de la vision périphérique puisque la partie initiale des mouvements était perçue en vision périphérique (pour une revue, Paillard 1996). La direction qui doit être spécifiée dès le début du mouvement serait sous contrôle visuel dès la portion initiale de la trajectoire (Bard et al. 1985, 1990; Blouin et al. 1993a, c; Fu et al. 1993; van Sonderen et al. 1989). Bien que Temprado et al. (1996) aient montré que la portion « extrêmement » périphérique du champ visuel située entre 60 et 40° ne

permettait pas de contrôler en ligne la direction de mouvements de bras, Proteau et collaborateurs ont confirmé la contribution du système visuel périphérique au contrôle de la direction du mouvement, et ce pour une large gamme de vitesses de mouvement et que les conditions de vision soient monoculaire ou binoculaire (Abahnini et Proteau 1999 Abahnini et al. 1997; Proteau et al. 2000).

A l'inverse d'un contrôle directionnel précoce, l'amplitude d'un mouvement semble être contrôlée plus tard dans le mouvement (van der Meulen et al. 1990). De plus, Bard et al. (1990) ont mis en évidence le rôle important de la vision centrale pour le contrôle de l'amplitude. Parce que la main est assez proche de la cible lorsque son image se projette sur la partie centrale de la rétine, contrôler l'amplitude du mouvement sur la base des informations visuelles implique que la vitesse ne soit pas trop élevée pour que les ajustements aient le temps d'être effectués. Il est à noter que dans cette phase terminale, la direction du mouvement peut également être corrigée.

Selon le modèle de Paillard (1982 ; Paillard et Amblard 1985), la vision permettrait donc de corriger tout au long du mouvement des erreurs dans la programmation ou l'exécution du mouvement grâce à deux boucles visuelles physiologiquement et fonctionnellement distinctes. Il a été suggéré que ces boucles ont des durées différentes, mais l'hypothèse que ces boucles aient la même durée mais débutent à des moments distincts semble également valable. En effet, les réponses rapides effectuées sur la base de l'information visuelle prélevée en vision périphérique suggèrent que la boucle de rétroaction sous-tendant le contrôle de la direction serait effective dès le début du mouvement (e.g. Blouin et al. 1993c). Toutefois, les études ayant mis en évidence l'importance de voir la main dans la portion finale du mouvement pour le contrôle de l'amplitude du mouvement (e.g. Bard et al. 1990) suggèrent que la boucle de rétroaction serait également rapide puisque intervenant entre le moment où la main entre en vision centrale et le moment où la main atteint la cible.

Les études citées ci-dessus peuvent-elles permettre d'expliquer les contradictions rapportées précédemment sur le contrôle visuel des mouvements? Spijkers et Spellerberg (1995) avait suggéré que toute information visuelle permettant de localiser la main pouvait être utilisée par le SNC pour produire des ajustements de trajectoire. Toutefois Carlton (1981a) et Beaubaton et Hay (1986) n'avaient pas observé de contribution de la vision de la portion initiale du mouvement. On peut noter que ces auteurs ont utilisé des méthodologies d'analyse des résultats (« hit or miss » pour Carlton, erreur ne tenant pas compte des distinctions amplitude et direction pour Beaubaton et Hay) qui ne permettaient pas de distinguer l'apport spécifique de cette portion visible du mouvement au contrôle directionnel

du mouvement. Enfin, rapportons que van der Meulen et al. (1990), qui n'avait pas observé de bénéfice de voir la main pendant la première portion du mouvement sur les paramètres cinématiques de la phase d'accélération, ont utilisé une tâche sans aucune composante directionnelle (seule l'amplitude du mouvement était à contrôler). Au regard du modèle de contrôle visuel du mouvement proposé, la spécificité de la tâche utilisée n'aurait donc pas permis d'observer des bénéfices visuels pour la précision des mouvements. On peut également noter que si Elliott et Allard (1985) n'avaient analysé que les erreurs en amplitude, ils n'auraient pas pu observer de différences de précision entre conditions de vision et non vision. Seule l'analyse des erreurs directionnelles leur a permis de mettre en évidence la rapidité des boucles de rétrocontrôle visuel.

En conclusion, nous dirons que les contributions respectives des informations visuelles centrales et périphériques ont été mises en évidence dans de maintes études, mais qu'elles demeurent largement débattues encore actuellement. Une récente étude de Khan et al. (sous presse) suggère ainsi que ces deux types d'informations visuelles permettraient de contrôler en ligne la direction des mouvements rapides de pointage et que le facteur limitant l'utilisation des informations visuelles issues du système visuel central serait le temps nécessaire à la mise en place des ajustements moteurs (voir aussi Saunders et Knill 2003). Ainsi les informations visuelles prélevées en vision périphérique ne pourraient être utilisées en ligne que parce qu'elles sont prélevées en début de mouvement.

3.2.4 Combinaison des informations visuelles et proprioceptives pendant un mouvement

Qu'en est-il du contrôle du mouvement lorsque vision et proprioception sont disponibles? Certaines études ont suggéré que lorsque vision et proprioception sont simultanément disponibles pour déterminer la localisation de la main, seule la vision pourrait être utilisée. Ainsi, dans l'étude de Saunders et Knill (2003), les sujets ont utilisé en ligne l'information visuelle de la main pour corriger la perturbation visuelle expérimentalement induite, « négligeant » quelque peu l'information proprioceptive qui devrait différer. Ces résultats ont donc supporté la notion de capture visuelle rapportée par Hay et al. (1965), que les travaux d'Elliott et Allard (1985) et de Jakobson et Goodale (1989) corroborent également.

A l'opposé, certaines études ont suggéré que lorsque vision et proprioception sont simultanément disponibles pour déterminer la localisation de la main, la vision pourrait ne pas être utilisée. Ainsi, en 1990, van der Meulen et collaborateurs montraient que la variabilité dans la distance parcourue d'un mouvement diminuait au fur et à mesure du mouvement (de

même que les travaux de Bootsma et van Wieringen 1990 ; Montagne et al. 2000). Ces résultats, qui semblent opposés aux observations de Khan et collaborateurs (sous presse) et de Bédard et Proteau (2003), mettaient en évidence « un puissant mécanisme compensant la variabilité » inhérente au système. Van der Meulen et al. (1990) ont précisé que cette diminution de variabilité au cours de la phase d'accélération du mouvement « seems to be independent of visual feedback » (P 67) puisqu'il n'y avait pas de différence entre les conditions avec ou sans vision. La vision permettait cependant de mieux contrôler le mouvement dans la phase de décélération, indiquant que l'information visuelle était utilisée pour l'ajustement du mouvement.

Dans l'expérience de double saut non perçu de Prablanc et Martin (1992), les sujets devaient réaliser la tâche avec ou sans vision de la main. Les auteurs n'ont pas observé de différence significative entre les latences d'apparition des premières modifications de trajectoire. Dans une étude subséquente, Prablanc et collaborateurs ont proposé que le contrôle en ligne des mouvements de bras était « basically independent of visual reafferences of the moving hand » (Komilis, Péliesson et Prablanc 1993 ; P 299), i.e. principalement effectué sur la base des informations proprioceptives et/ou efférentes comme ce groupe d'auteurs l'avait déjà suggéré (Jeannerod 1991; Péliesson et al. 1986).

Au regard des études présentées ci-dessus, l'idée d'une combinaison continue des informations visuelles et proprioceptives permettant de localiser la main n'apparaît pas représentée. Nous proposerons dans le chapitre expérimental et la discussion générale de cette thèse qu'ordinairement, les informations visuelles et proprioceptives sont toutes deux significativement impliquées dans le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle.

Section 4 – Problématique, but de l'étude et hypothèses sur la contribution des informations relatives à la localisation de la main et de la cible dans le contrôle en ligne du mouvement

Nous avons vu l'importance de la localisation initiale du bras dans la réalisation de pointages orientés vers une cible visuelle (e.g. Desmurget et al. 1997 ; Rossetti et al. 1995 ; Vindras et al. 1998). De nombreuses études ont suggéré que le processus de localisation du bras était continu tout au long du mouvement et que cette localisation pouvait être modifiée par une information visuelle biaisée (Elliott et Allard 1985; Jakobson et Goodale 1989 ; Spijkers et Spellerberg 1995). Cependant, de nombreuses études supportent l'idée que les processus sensori-moteurs impliqués dans le contrôle en ligne des mouvements de pointage sont sous l'influence des processus cognitifs (Zelaznik et al. 1983). Les résultats ont donc mis en évidence l'influence de l'incertitude concernant la disponibilité des informations visuelles sur la précision des mouvements. De plus, nous avons déjà vu que Crago et al. (1976) avaient montré que les réponses tardives aux perturbations mécaniques (impliquant des boucles de rétroaction proprioceptives) pouvaient être supprimées si le sujet était instruit avant le mouvement « de ne pas intervenir volontairement » suite à la perturbation. Une étude de Newell et Houk (1983) a également démontré l'effet de l'incertitude concernant la perturbation mécanique à venir sur le contrôle proprioceptif du mouvement durant son exécution. Ainsi, lorsque des ajustements doivent être produits en réponse à une perturbation perçue, ils peuvent varier en fonction de processus dits de haut niveau. A titre d'exemple, le modèle de contrôle du mouvement proposé par Paillard en 1986 (P 185, P 195) faisait déjà état de la possibilité d'intervention d'un superviseur.

En employant le paradigme de double saut, de nombreux auteurs ont observé que la localisation de la cible était également continue durant le mouvement et que la trajectoire de celui-ci pouvait être corrigée en ligne suite à un déplacement de la cible (Boulinguez et al. 2001 ; Day et Lyon 2000 ; Georgopoulos et al. 1981 ; Soechting et Lacquaniti 1983). Dans le même ordre d'idée que ce qui a été présenté dans le paragraphe ci-dessus, Boulinguez et Nougier (1999) et Barrett et Glencross (1989) ont montré un effet des processus de haut niveau sur la précision des corrections de trajectoire. Ainsi, dans l'étude de Barrett et Glencross (1989), lorsque les sujets étaient prévenus à l'avance du type de perturbation qui pouvait arriver pendant le mouvement (saut de cible nécessitant une réduction ou une augmentation de l'amplitude du mouvement), ils ont pu produire des ajustements de trajectoire plus importants que lorsqu'ils n'avaient pas eu d'instructions préliminaires. Le paradigme de double saut non consciemment perçu a cependant permis de montrer un

contrôle automatique durant les mouvements de bras (Goodale et al. 1986 ; Prablanc et Martin, 1992 ; Pélisson et al. 1986).

Avec tous les travaux présentés dans cette recension d'écrits préalable au chapitre expérimental, il apparaît clairement que les informations visuelles relatives à la main et à la cible sont de manière individuelle importantes dans le contrôle du mouvement. Cependant, cette recherche bibliographique ne nous a pas permis de trouver un consensus dans la littérature sur les contributions des informations visuelles relatives aux localisations de la cible et de la main au contrôle en ligne de mouvements d'atteinte manuelle de cible. Laquelle de ces informations serait prise en compte de façon plus rapide et plus importante pour le contrôle du mouvement, une fois celui-ci initié ? Il semblerait que les méthodes d'isolation principalement utilisées pour répondre à cette question n'aient pas permis de tirer de conclusions définitives.

Prablanc et al. (1979b) ont utilisé une méthode de suppression de l'information visuelle pour étudier notamment les contributions des informations visuelles de la main et de la cible au contrôle en ligne des mouvements de pointage. Bien qu'il ne soit pas indiqué par les auteurs qu'ils cherchaient à déterminer laquelle des deux informations visuelles était la plus importante pour la précision des mouvements, une analyse des résultats permet de répondre à cette question. Prablanc et al. (1979b) ont observé que dans leur tâche de pointage, il était plus critique, par rapport à la condition de vision totale, de ne pas voir la main (augmentation de l'erreur absolue d'approximativement 2,5 cm) plutôt que de ne pas voir la cible (augmentation de l'erreur absolue d'approximativement 1 cm). Cependant, le temps de mouvement n'était pas spécifié dans l'étude de Prablanc et al. (1979b). Carlton (1981b) a par la suite clairement explicité que le but de son travail était de déterminer, pour des mouvements rapides (temps de mouvement variant entre 300 et 360 ms), « the relative importance of the various sources of visual feedback (i.e. the location of the target, position of the hand [...]) available during the course of aimed movements » (P 87). Le sujet voyait ou non sa main pendant le pointage alors que la vision de la cible à pointer pouvait être disponible durant l'intégralité du mouvement ou être supprimée au début du mouvement. Les résultats de Carlton (1981b) ont montré que par rapport à la condition de vision de la cible et de la main (représentée par un stylet dans cette expérience), seule les conditions où la main n'était pas visible présentaient significativement plus d'erreur (environ 10% de plus). Ceci confirmait donc l'interprétation de Prablanc et al. (1979b) pour des mouvements rapides.

En 1988, Elliott a également réalisé une expérience visant à comparer l'importance des sources visuelles d'information relatives à la position de la main et la cible dans le

contrôle en ligne du mouvement. Elliott fait remarquer dans son papier que la vision de la cible devrait être plus importante que la vision de la main pour contrôler un mouvement car la proprioception renseigne aussi sur la localisation de la main. Toutefois, concernant spécifiquement le contrôle en ligne du mouvement, Elliott n'a pas observé de différence significative entre les conditions de vision, vision seulement de la cible ou vision seulement de la main (ou plutôt du stylet dans cette expérience). Utilisant une méthodologie proche de Carlton (1981b) et d'Elliott (1988), Young et Zelaznik (1992) n'ont pas non plus observé de différence entre les conditions de vision, vision seulement de la cible uniquement, vision seulement de la main et non vision. En 1993, Carson et al. ont réutilisé la méthode de suppression de l'information visuelle pour déterminer laquelle, de la cible ou de la main, contribuait le plus au contrôle en ligne visuel du mouvement. Carson et al. (1993) ont cette fois observé que l'information visuelle de la main contribuait le plus au contrôle courant du mouvement, suggérant également que ceci pouvait être lié au fait que la main était en mouvement alors que la cible était stationnaire (l'information visuelle étant ainsi moins importante). Une critique peut toutefois être formulée à l'encontre du protocole expérimental de ces quatre études. La vision de la main ou de la cible était supprimée en éteignant les lumières de la salle expérimentale au début de la réponse motrice du bras. Cette manière de procéder nous apparaît particulièrement perturbante pour le sujet et pourrait avoir des implications sur le comportement sensori-moteur du sujet, à la manière de ce que Zelaznik et al. (1983) ont pu mettre en évidence.

En 1995, Berkinblit et collaborateurs ont eu l'idée de placer leurs sujets dans l'obscurité, les informations visuelles étant présentées à l'aide de diodes électroluminescentes. Les auteurs ont observé que lorsque la vision de la cible était supprimée au début du mouvement, la précision finale des pointages diminuait de façon plus importante par rapport à la condition où la vision de la main n'était plus disponible après le début du mouvement (en accord avec une étude de Whiting et Cockerill datant de 1974). Les informations visuelles de la cible seraient alors plus déterminantes que les informations visuelles de la main dans le contrôle en ligne de mouvements de pointage. Au vu de la disparité des résultats présents dans la littérature, tous obtenus selon la méthode de suppression de l'information visuelle, il nous a paru intéressant de ré-analyser la contribution des informations relatives à la localisation de la cible et de la main dans le contrôle en ligne de mouvements de pointages. Nous avons également choisi d'étudier la contribution des informations visuelles au contrôle en ligne du mouvement avec un protocole où ces informations visuelles seraient toujours disponibles pour l'acteur du mouvement.

Inspirés par le paradigme de double saut (de cible), nous avons développé une méthode originale pour investiguer la thématique du contrôle en ligne du mouvement. Pour que l'influence de processus de haut niveau sur le contrôle en ligne du mouvement soit aussi similaire que possible dans les conditions avec ou sans perturbation, nous avons choisi de produire des perturbations que les sujets ne devraient pas percevoir dans le sens où ils ne devraient pas être capables d'en rendre compte verbalement. Le contrôle en ligne présenté dans ce travail présente donc clairement un aspect automatique, faisant appel à des processus fréquemment qualifiés de bas niveau (Goodale et al. 1986 ; Prablanc et Martin 1992). De plus, connaissant les interactions possibles entre mouvements des yeux et mouvements de bras, nous avons enregistré les mouvements oculaires afin de mieux définir leur contribution putative dans le contrôle en ligne des mouvements de bras.

Ainsi, un des buts de notre première étude était d'identifier quelle était l'information visuelle, de la main ou de la cible, qui primait pour le contrôle en temps réel des mouvements d'atteinte manuelle de cibles visuelles. Les premières corrections observées seraient-elles plus précoces selon qu'il y ait un déplacement de la cible (visuelle) ou de la représentation visuelle de la main ?

L'objectif de la deuxième étude était de déterminer la contribution des informations visuelles (et proprioceptives) impliquées dans le processus de localisation de main, dans le contrôle en ligne de la direction des mouvements de bras. Nous avons tâché de déterminer si ces contributions étaient spécifiques au contrôle de la direction, par rapport au contrôle de l'amplitude du mouvement analysé dans l'étude 1. Etant données les caractéristiques distinctes de ces paramètres du mouvement, notre hypothèse était que le contrôle visuel du mouvement serait plus efficace lorsque la direction du mouvement serait à contrôler par rapport à lorsque l'amplitude du mouvement devrait être contrôlée.

La troisième étude a permis de comparer directement le contrôle en ligne de l'amplitude et de la direction du mouvement sur la base d'informations de localisation de la main. Nous avons également essayé de définir si le fait de contrôler l'amplitude du mouvement représentait une contrainte pouvant limiter le contrôle courant des mouvements d'atteinte manuelle.

Après avoir étudié les contributions des informations proprioceptives et visuelles (de la cible et de la main), la finalité de la quatrième étude présentée dans cette thèse était de questionner la possibilité de contrôler en ligne un mouvement sans aucune de ces sources afférentes. Ceci a été rendu possible en collaborant avec une patiente proprioceptivement désafférentée.

Chapitre II

Contribution expérimentale

**Target and hand position information
in the online control of goal-directed arm movements**

Fabrice Sarlegna, Jean Blouin, Jean-Pierre Bresciani, Christophe Bourdin,
Jean-Louis Vercher and Gabriel M. Gauthier

Paru dans la revue Experimental Brain Research, N°151, pp 124-135

F. Sarlegna, J. Blouin (✉), J.-P. Bresciani, C. Bourdin, J.-L. Vercher, G.M. Gauthier

UMR Mouvement & Perception

CNRS et Université de la Méditerranée

163 Avenue de Luminy

13288 Marseille Cedex 9 France

e-mail: blouin@laps.univ-mrs.fr

Tel : (33) 4 91 17 22 77; Fax : (33) 4 91 17 22 52

Abstract The present study compared the contribution of visual information of hand and target position to the online control of goal-directed arm movements. Their respective contributions were assessed by examining how human subjects reacted to a change of the position of either their seen hand or the visual target near the onset of the reaching movement. Subjects, seated head-fixed in a dark room, were instructed to look at and reach with a pointer towards visual targets located in the fronto-parallel plane at different distances to the right of the starting position. LEDs mounted on the tip of the pointer were used to provide true or erroneous visual feedback about hand position. In some trials, either the target or the pointer LED that signalled the actual hand position were shifted 4.5 cm to the left or to the right, during the ocular saccade towards the target. Because of saccadic suppression, subjects did not perceive these displacements which occurred near arm movement onset. The results showed that modifications of arm movement amplitude appeared on average 150 ms earlier and reached a greater extent (mean difference=2.7 cm) when there was a change of target position than when a change of the seen hand position occurred. These findings highlight the weight of target position information to the online control of arm movements. Visual information relative to hand position may be less contributive because proprioception also provides information about limb position.

Key words : Amplitude control - Double step - Visual feedback

Target - Reaching movement

Introduction

Arm movements towards visual targets are controlled by processing information relative to hand and target positions (see Desmurget et al. 1998 for a review and Georgopoulos et al. 1981). Hand position is mainly determined through vision and proprioception (see van Beers et al. 1996, 1999). Target position is determined through vision (by combining information about the target's retinal image and extraretinal signals coding eye position in the orbit). A large body of evidence shows that once this information is gathered, the central nervous system (CNS) generates a motor plan that defines the amplitude and direction of the movement (Rossetti et al. 1995).

The contribution of arm muscle proprioception in arm motor control has been evidenced in studies that used the technique of muscle tendon vibration. Arm movement accuracy decreases when biceps or triceps tendons are vibrated during movement, suggesting that proprioception contributes to the online control of movement (Redon et al. 1991; Sittig et al. 1987; Steyvers et al. 2001). Inaccuracy of deafferented patients reaching for targets also argues for a significant role of kinaesthetic afferents (Blouin et al. 1993a, 1996; Ghez et al. 1995; Nougier et al. 1996). In addition, results from several studies have shown that movement accuracy increases when visual feedback of the moving limb is available (Bard et al. 1985; Carlton 1981; Proteau et al. 2000; Spijkers and Spellerberg 1995). However, contribution of hand visual feedback to the online control of movement has been questioned by some experiments in which movements with or without visual feedback of the hand yielded similar accuracy, either when the target was visible throughout the movement (e.g. Blouin et al. 1993b for movement amplitude accuracy; Vercher et al. 1994) or not (e.g. Elliott 1988). In most of these studies, subjects reached a high level of accuracy without visual feedback of the limb (errors of about 1° in direction and 1 cm in extent). Therefore, the precision gain due to the addition of visual feedback could only be small. Processing visual feedback of the hand is likely to improve movement accuracy when, for some reason (e.g. high task difficulty), the planned movement and the proprioceptive feedback processing still result in large movement errors. Nevertheless, similar endpoint accuracy in movements with and without visual feedback of the arm should not be seen as a definite demonstration that vision is not processed during arm movement. A detailed analysis of the kinematics could reveal whether the same mechanisms are used or if different mechanisms lead to the same terminal accuracy.

It is generally agreed that arm movement planning is largely based on extrinsic properties of the target. For instance, acceleration at movement onset is higher when reaching distant rather than close targets (Gielen et al. 1985) and hand movement direction at movement onset is close to target direction (Messier and Kalaska, 1999; van Sonderen et al. 1989). There is also a large body of evidence suggesting that information about target position is used to guide the movement during its entire duration. Indeed, subjects are generally more accurate when they can see the target throughout the arm movement than when sight of the target is removed at movement onset (Elliott 1988; Lemay and Proteau 2001; Prablanc et al. 1986). Contribution of target information to the online control of arm movements has also been evidenced in experiments using the so-called double-step paradigm where the target is displaced at movement onset (Boulinguez et al. 2001; Desmurget et al. 1999; Georgopoulos et al. 1981; Komilis et al. 1993; Martin et al. 2000; Soechting and Laquaniti 1983). These studies showed that subjects can modify arm movement trajectory after an unexpected change of target position. These adjustments occur whether target displacements are consciously perceived or not consciously perceived, as when they occur during a saccadic eye movement (Bridgeman et al. 1979). During a saccade, target displacements as large as 15% of target distance are usually not consciously perceived because the spatial perception of visual stimuli is highly reduced (saccadic suppression of displacement; Bridgeman et al. 1979). The eyes move generally before the arm when a target appears in the peripheral field (Pélisson et al. 1986; Vercher et al. 1994). Then, if target displacement is triggered during the saccade that brings the eyes onto the target, the change of location occurs near arm movement onset. Generally the double-step paradigm reveals smooth deviations of arm trajectory towards the new target position, suggesting online modification of the arm motor commands rather than reprogramming of a second corrective movement (Blouin et al. 1995a; Goodale et al. 1986; Pélisson et al. 1986; Prablanc and Martin 1992; Turrell et al. 1998).

The occurrence of trajectory corrections during reaching movements on the basis of both hand and target position information has been therefore widely evidenced. To our knowledge, Carlton (1981) was a pioneer in his attempt to compare the contributions of visual information of hand and target position in arm motor control. He found that movement accuracy decreased to a greater extent when vision of the hand was withdrawn than when vision of the target was precluded at the arm movement onset. However, these results were not confirmed by Elliott (1988) and Berkinblit and colleagues (1995) who found greater movement accuracy when only the target was seen during the course of the movement than when only the hand was seen. In all these studies, the contribution of target and hand visual feedback was tested by

withdrawing either source of feedback. This was done in Carlton's and Elliott's studies by switching off the room lights while visual feedback of either hand or target position remained available by using phosphorescent paper. Such large transitions in the room illumination and in the availability of hand or target visual feedback during the course of the movement may be regarded as somewhat perturbing for the subjects. This procedure could also have deteriorated the reliability of target localization as it removed visual cues that could have been used to determine target position in an allocentric frame of reference. Moreover, withdrawing visual feedback of the target may be more perturbing than withdrawing visual feedback of the hand because vision is the only sense providing information about target position while hand position can still be determined through proprioceptive afferents.

Considering these contradicting results and the apparent perturbing methods that were used previously, the goal of the present study was to re-assess the relative contribution of hand and target visual feedback in the online control of goal-directed arm movements. Vision of both hand and target was constantly available. The relative contributions of hand and target visual feedback were assessed by changing either the seen hand position or the seen target position near movement onset. These changes were not consciously detected because they occurred during the saccadic eye movements that brought the subjects' gaze onto the target. Compared to previous studies cited above, which considered only final hand positions (e.g. Berkinblit et al. 1995; Carlton 1981; Elliott 1988), we also analysed hand movement kinematics to study the effect of changes in seen target position or seen hand position, the earliest and the greatest modifications of hand movement kinematics implying the most efficient processing.

Methods

Subjects

Six self-declared right-handed volunteers (males, 23-35 years of age) participated in the present experiment. They all had normal or corrected-to-normal vision and reported no known pathology. The local Ethics Committee accepted the protocols and all subjects gave their informed consent prior to their participation in the study.

Experimental set-up

Figure 1 shows the experimental set-up. Subjects, seated in complete darkness, bit into a previously imprinted mouthpiece that was fixed on the apparatus to prevent head movements during the experiment. In their right hand, subjects held a pointer which consisted of two,

light, telescoping steel rods fitted together to allow pointing movements in the horizontal plane despite its floor point of fixation. A light 12 x 12 cm board of 100 orange light-emitting diodes (LEDs, 3 mm in diameter) was mounted and centred on the upper end of the pointer. These LEDs could be used to provide visual feedback that corresponded or not to the actual horizontal hand position. However, only 3 of these LEDs were used in the present experiment: one LED corresponded to the actual hand position, one LED positioned 4.5 cm to the left of this LED and one LED positioned 4.5 cm to the right (see Fig. 2B). Subjects were told that only the LED corresponding to the actual hand position would be lit during the experiment. Two potentiometers located at the rod base were used to measure movements of the pointer in the sagittal (y coordinate) and frontal (x coordinate) planes. Signals from the potentiometers were sampled at 500 Hz using a 12-bit analogue/digital converter.

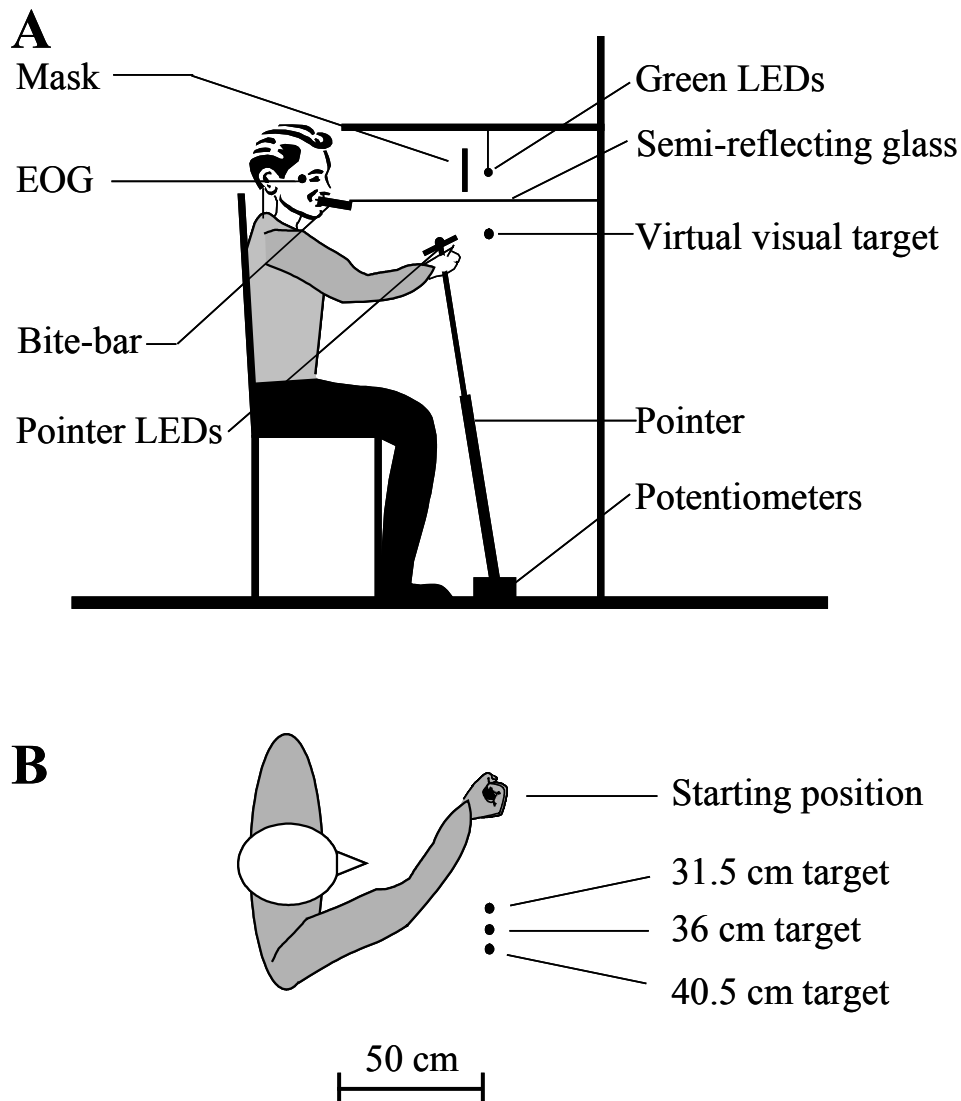


Fig. 1 Schematic side (A) and top (B) views of the apparatus. Targets and hand starting positions were in the fronto-parallel plane

The virtual images of 3 green LEDs, seen through a semi-reflecting horizontal glass, were used as targets. The LEDs, 50 cm in front of the participants, were located at 31.5 cm, 36 cm and 40.5 cm from hand starting position (see Fig. 1B). These distances corresponded to 18°, 24° and 30° of visual angle with respect to body midline, respectively. The starting position, which was also indicated by the virtual image of a green LED, was 18 cm to the left of body midline (-24°) and was in the same fronto-parallel plane as the targets. When gazing at the starting LED position, the targets appeared at 42°, 48° or 54° from line of sight. Since targets were virtual, no physical contact with them was possible. Subjects had to control both direction and extent of their movement. However, because the hand starting position and the targets were aligned in the same plane, movement direction was the same for all conditions. Thus this experiment essentially compared the capacity of subjects to control the amplitude of arm movements.

Horizontal eye movements were monitored by mean of DC electro-oculography (EOG) with conventional bio-isolated amplifiers (Lablinc V[®] marketed by CoulbournTM). Small silver-silver chloride surface electrodes (10 mm in diameter) were fixed near the outer canthi of the eyes and a ground electrode was placed in the centre of the forehead. The experimental sessions started 15 minutes after applying the electrodes and switching off the lights as most of the changes in the corneo-retinal potential of the eye occur within the first 15 minutes of the light to dark transition (Gonshor and Malcolm, 1971). The EOG signal was digitised at 500 Hz.

Procedure - Experimental conditions

At the start of each trial, both the pointer LED corresponding to the actual hand position and the LED indicating the starting hand position were lit for 2.5 s. Subjects were instructed to look at the starting position and to move the pointer LED to a position coincident with that of the virtual starting LED. Then the starting position LED was switched off and a target positioned at either 31.5 cm (T31.5 condition), 36 cm (T36 condition) or 40.5 cm (T40.5 condition) was switched on for 2.5 s. Subjects were instructed to “reach directly for the visual target with the pointer and maintain final hand position until the end of the trial”. These three conditions were used as control conditions as there was no perturbation. In some trials for

which the 36 cm target was used, one of the following events could occur when the eyes reached 40% of the target distance (i.e. during the saccadic suppression phenomenon):

- The 36 cm target was switched off and the 31.5 cm target was switched on (T- condition)
- The 36 cm target was switched off and the 40.5 cm target was switched on (T+ condition)
- The pointer LED indicating the actual hand position was switched off and the LED placed 4.5 cm to its left was switched on (H- condition)
- The pointer LED indicating the actual hand position was switched off and the LED placed 4.5 cm to its right was switched on (H+ condition)

Because the target and pointer LED shifts occurred near peak velocity of the primary saccade, both types of displacement occurred in peripheral vision. In T- and H+ conditions, if subjects used the visual information of hand and target position to control their arm movement, they would reduce movement amplitude by 4.5 cm to bring the pointer LED precisely under the target. On the other hand, subjects would increase movement amplitude by 4.5 cm in both T+ and H- conditions (see Fig. 2).

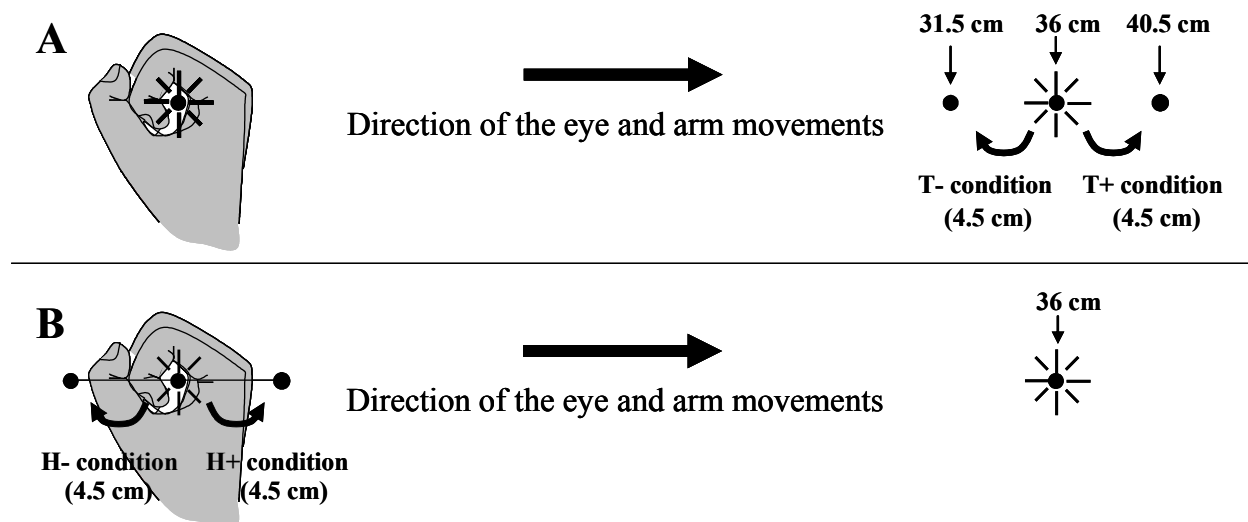


Fig. 2 Illustrations of the experimental conditions with a change of target position (**A**) and in pointer LED position (**B**) **A.** The target appearing 36 cm away from starting position was displaced 4.5 cm either to the left (T- condition) or to the right (T+ condition) during the saccade. In T- condition, subjects had to reduce hand movement amplitude in order to bring the pointer LED precisely to the new target position. In T+ condition, an increased movement amplitude was necessary. **B.** The LED indicating hand position was shifted 4.5 cm either to the left (condition H-) or to the right (condition H+) during the saccade. In H- condition,

subjects should have increased their movement amplitude if they used the new visual information relative to hand position to reach the target. In H+ condition, an amplitude reduction was needed in order to bring the illuminated LED precisely onto the target

Subjects were asked to “synchronise the best they could eye and arm movement onsets”. No instruction was given about reaction time and subjects were asked to produce movements of natural duration, but not too slow. Practice trials (N=7) allowed subjects to comply with these instructions. During the experimental session, movements lasting less than 300 ms or more than 600 ms were rejected and repeated at the end of the session. This temporal window was chosen to reduce between- and within-subjects variability in movement durations and, as a consequence, in movement accuracy (cf speed-accuracy trade-off, Fitts 1954). The use of short movement duration emphasised the possibility to process hand and target information to control online goal-directed arm movements. To control whether target or pointer LED displacements were perceived, subjects were told that technical problems could occur during the experiment. They were required to report any odd event such as illumination of more than 1 target or pointer LEDs during a trial. Seven repetitions were performed in each of the 7 experimental conditions and the order of presentation of the conditions was pseudo-randomly selected in a session.

Hand movement parameters

The main measured parameter was movement amplitude, defined as the distance at a given time between starting position and actual hand position (rather than the illuminated pointer LED). Movement amplitude in the different experimental conditions was compared at the offset of the primary movement, that is when hand velocity dropped under 5 cm/s. However, data analysis showed that the hand was not completely stabilised at the end of the movement. Indeed, hand movements were followed by a stabilisation period during which absolute hand velocity could be greater than 5 cm/s. Such hand motion, which has already been observed in a previous experiment using a similar apparatus (Blouin et al. 1995b), occurred because no physical contact was possible between the hand and the target. This phase could have been used to bring the lit pointer LED closer to the illuminated target. Hand position was therefore compared after both the primary movement and the stabilisation phase. To do so, we created, a posteriori, an independent variable "phase" with two levels: primary movement and stabilisation phase. The offset of the stabilisation phase was defined as the first time hand velocity dropped under within a ± 5 cm/s and stayed below this value until the end of the trial.

To determine when the shift in target or pointer LED position started to have a significant and permanent (i.e. until the end of the movement) effect on movement amplitude, statistical comparisons (ANOVA and post-hoc tests) between mean movement amplitude in T36 control condition and in T+, T-, H+, H- conditions were carried out every 10 ms after movement onset (defined as the first time movement velocity exceeded 5 cm/s). For these analyses, an alpha level of 0.01 was used (rather than 0.05) to reduce probability of false positive inferences during multiple comparisons. To determine if, and if so when, modifications in amplitude could be considered as complete, mean movement amplitudes in the conditions to a perturbation were compared to those obtained in the control conditions (either T31.5 or T45.5, depending of the required change of movement amplitude) also at 10 ms intervals. Here, to reduce probability of false negative inferences, an alpha level of 0.05 was used.

Durations of the primary movement and the stabilisation phase were computed. The effect of the different experimental conditions on velocity and acceleration profiles of the primary hand movement was also assessed (e.g. peak values and time at which these peaks were reached).

Eye movement parameters

Eye movements were measured to analyse the oculomotor behaviour and to verify whether the hypothetical change of movement amplitude after shifts in target position could be related to the ocular movements. Amplitude and duration of the saccades were determined. Eye movement onset and offset were detected using a 30°/s criterion (Becker 1989).

Analyses of variances (ANOVA) with repeated measures were used to analyse the experimental data and post-hoc analyses were performed using Newman-Keuls tests.

Preliminary experiment

To our knowledge, the present experiment is the first where saccadic suppression has been used to modify visual information of hand position. Because hand position can be determined through both visual and proprioceptive information, subjects could have detected a gap as large as 4.5 cm between their actual hand position and the LED indicating hand position. We ran a preliminary experiment to test this possibility with 3 subjects. Subjects, seated in complete darkness, were asked to hold a pointer in front of them and look at it. All subjects could easily detect the gap when the LED positioned either 4.5 cm to the left or to the right of the actual hand position was the first to be lit. However, when the first pointer LED to be lit

corresponded to the actual hand position and that this LED was subsequently displaced during the eye (saccadic suppression) and arm movements towards the target, none of the subjects detected the gap. Moreover, none of the 3 subjects perceived a mismatch between hand and pointer LED positions when, for the next trial, the pointer LED that corresponded to the actual hand position was first lit. Therefore, in the experiment reported here, the veridical visual feedback provided to subjects to signal their hand position at the beginning of each trial was likely sufficient to refresh the calibration of the arm muscles proprioception (Desmurget et al. 1997; Prablanc et al. 1979).

Results

Subjects reported no difficulty in performing the task. As expected, subjects did not consciously perceive changes in target or pointer LED positions. No subject reported any odd event during the trials. Subjects were only told after the experiment that either the target or the pointer LED was occasionally shifted in position during their ocular movements towards the peripheral target. Ignoring the saccadic suppression phenomenon, most of them could hardly believe what really happened during the experiment.

Timing of the shift in target and pointer LED positions

On average, saccadic eye movements started 59 ms before arm pointing movements. Shifts in target or pointer LED positions were made on average 15 ms before arm response initiation. Since this latency is definitely too short to plan a new movement (van Sonderen et al. 1989), any modification of the kinematics likely to occur during the movement would indisputably be the result of online changes in the initially planned movement.

Hand movement parameters

Table 1 shows the analysed parameters of the hand movements. Movement amplitude at the end of both the primary movement and the stabilisation phase (see Fig. 3) was analysed by a 7 x 2 ANOVA [Condition (T31.5, T-, H-, T36, T+, H+, T40.5) x Phase (Primary movement, Stabilisation Phase)]. A significant interaction was found ($F_{6, 30}=21.05$; $P<0.001$). The decomposition of the interaction showed that movement amplitude at the end of the primary movement differed significantly between the T31.5 (mean=31.8 cm), T36 (mean=36.2 cm) and T40.5 (mean=40.5 cm) conditions. In each of these conditions, movement amplitude measured after the stabilisation phase was not statistically different from that reached after the primary movement ($P>0.05$), implying that no adjustments were performed during these

stabilisation phases. These observed stabilisation phases were likely due to oscillations that occur after rapid arm movements when no physical contact with a target is possible.

Movement amplitude after the primary movement in T+ condition (mean=40.4 cm) differed significantly from T36 condition, but was not statistically different to the T40.5 condition. Therefore subjects reached directly the new target position when the target displacement required a 4.5 cm increase in movement amplitude. A similar increase in movement amplitude was also necessary to bring the pointer LED accurately to the 36 cm target in the H- condition. In this condition, subjects did increase their movement amplitude, as amplitude at the end of the primary movement was significantly larger in H- (mean=37.7 cm) than in T36 condition. However, modification in movement amplitude was not complete as movement amplitude in H- condition was also different from that measured in T40.5 condition. During the stabilisation phase movement amplitude increased significantly but the pointer LED still tended to undershoot the target after the stabilisation phase (mean=39.3 cm).

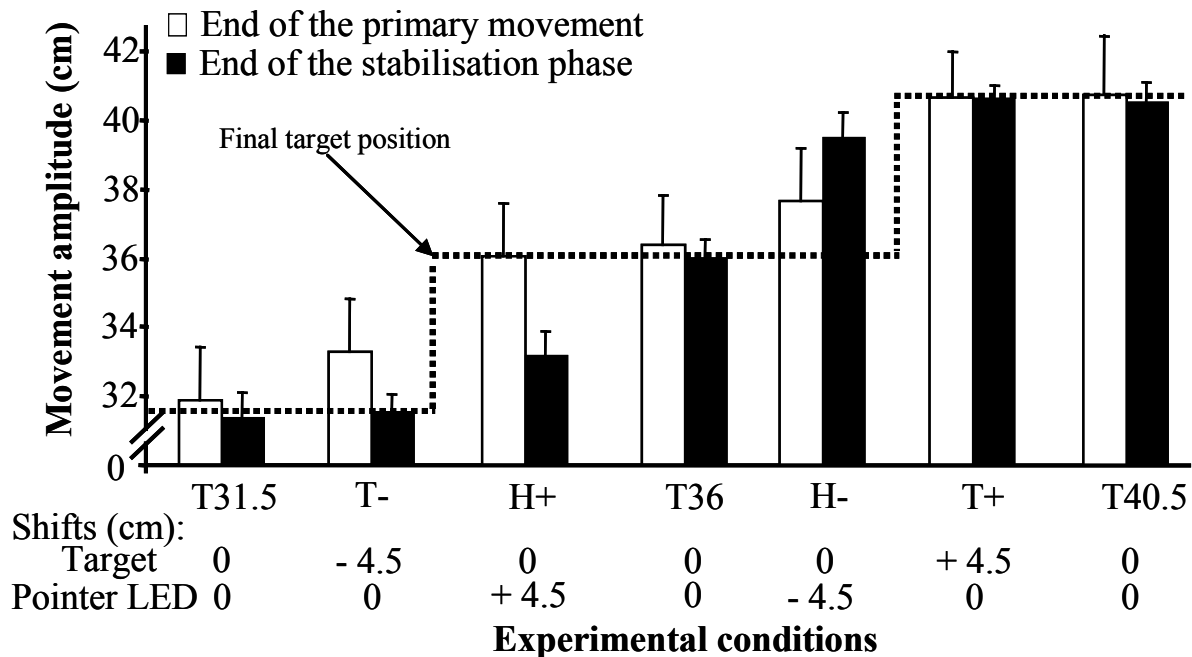


Fig. 3 Average movement amplitude at the end of both the primary movement (white bars) and the stabilisation phase (black bars). In the legend, leftward and rightward shifts in target and pointer LED were assigned negative and positive values, respectively

Table 1 Kinematics data in visual closed-loop reaching conditions

Experimental condition	T31.5	T-	H+	T36	H-	T+	T40.5
Primary movement							
Reached amplitude (cm)	31.8 ± 1.5	33.2 ± 1.5	35.9 ± 1.5	36.2 ± 1.4	37.5 ± 1.3	40.4 ± 1.5	40.5 ± 1.7
Time of first differences (ms)	-	320	-	-	470	320	-
Movement duration (ms)	407 ± 36	394 ± 54	414 ± 29	454 ± 62	503 ± 121	537 ± 73	473 ± 61
Peak velocity (cm/s)	152 ± 9	159 ± 13	163 ± 14	159 ± 15	163 ± 16	164 ± 13	171 ± 17
Acceleration phase							
Duration (ms)	184 ± 17	197 ± 22	189 ± 19	190 ± 23	198 ± 18	195 ± 22	194 ± 18
Peak acceleration (cm/s/s)	1605 ± 218	1564 ± 296	1656 ± 348	1589 ± 217	1686 ± 276	1644 ± 303	1646 ± 258
Time to peak acceleration (ms)	48 ± 21	46 ± 20	51 ± 24	50 ± 22	50 ± 21	50 ± 22	45 ± 19
Deceleration phase							
Duration (ms)	223 ± 34	217 ± 48	204 ± 24	264 ± 60	315 ± 123	340 ± 79	279 ± 60
Peak deceleration (cm/s/s)	-1087 ± 144	-1226 ± 212	-1119 ± 187	-1060 ± 46	-1085 ± 206	-986 ± 184	-1058 ± 220
Time to peak deceleration (ms)	262 ± 24	267 ± 31	289 ± 34	280 ± 43	284 ± 32	288 ± 59	295 ± 34
Stabilisation phase							
Reached amplitude (cm)	31.4 ± 0.7	31.5 ± 0.7	33.1 ± 0.5	35.9 ± 0.5	39.3 ± 0.4	40.4 ± 0.7	40.3 ± 0.6
Duration (ms)	181 ± 163	252 ± 133	426 ± 112	225 ± 191	397 ± 204	243 ± 216	226 ± 208

Both T- and H+ conditions required a 4.5 cm decrease in movement amplitude to bring the pointer LED to the target. At the end of the primary movement, movement amplitude in T- condition (mean=33.2 cm) was significantly different from that measured in T36 condition (mean=36.2 cm), but also differed from movement amplitude measured in T31.5 condition (mean=31.8 cm). Therefore, subjects significantly decreased the amplitude of their movements but insufficiently to accurately reach the new target position. The stabilisation phase allowed subjects to bring the pointer LED precisely to the target, as movement amplitude was not statistically different between T- and T31.5 conditions at the end of this phase ($P>0.05$). Movement amplitude at the end of the primary movement was not statistically different between H+ (mean=35.9 cm) and T36 (mean=36.2 cm) conditions. Therefore in the H+ condition subjects brought their actual hand to the target rather than the pointer LED, which therefore overshoot the target by some 4.5 cm. Subjects partially took into account this visual error signal, as movement amplitude was significantly different at the end of the stabilisation phase (mean=33.1 cm) as compared to the end of the primary movement. However, the pointer LED was still not on the target as movement amplitudes in H+ and T31.5 conditions still differed significantly.

A 7 x 2 ANOVA [Condition (T31.5, T-, H-, T36, T+, H+, T40.5) x Phase (Primary movement, Stabilisation Phase)] was performed to analyse the effect of the experimental conditions on within-subject variability (standard deviation of each subject's mean) of movement amplitude at the end of the primary movement and after the stabilisation phase. No significant effect of condition was found ($F_{6, 30}=0.77$; $P>0.05$). Movement amplitude variability did not increase when target or pointer LED displacements occurred. The ANOVA

revealed a main effect of the phase. Variability was greater at the end of the primary movement (global mean=1.5 cm) than at the end of the stabilisation phase (global mean=0.6 cm) ($F_{1,5}=36.70$; $P<0.01$). No significant interaction was found ($F_{6,30}=0.19$; $P>0.05$).

First differences of movement amplitude

One-way ANOVAs were performed on mean movement amplitude, as measured every 10 ms from arm movement onset, and post-hoc analyses were used to approximate the moment when movement amplitude in each condition with target or pointer LED displacements became and remained significantly different from the amplitude observed in T36 control condition (Fig. 4). In T+ condition, first significant difference was detected 320 ms after movement onset. Movement amplitude was then 34.6 cm compared to 33.1 cm in T36 condition. 440 ms after movement onset, the significant difference in amplitude between T+ and T40.5 conditions disappeared.

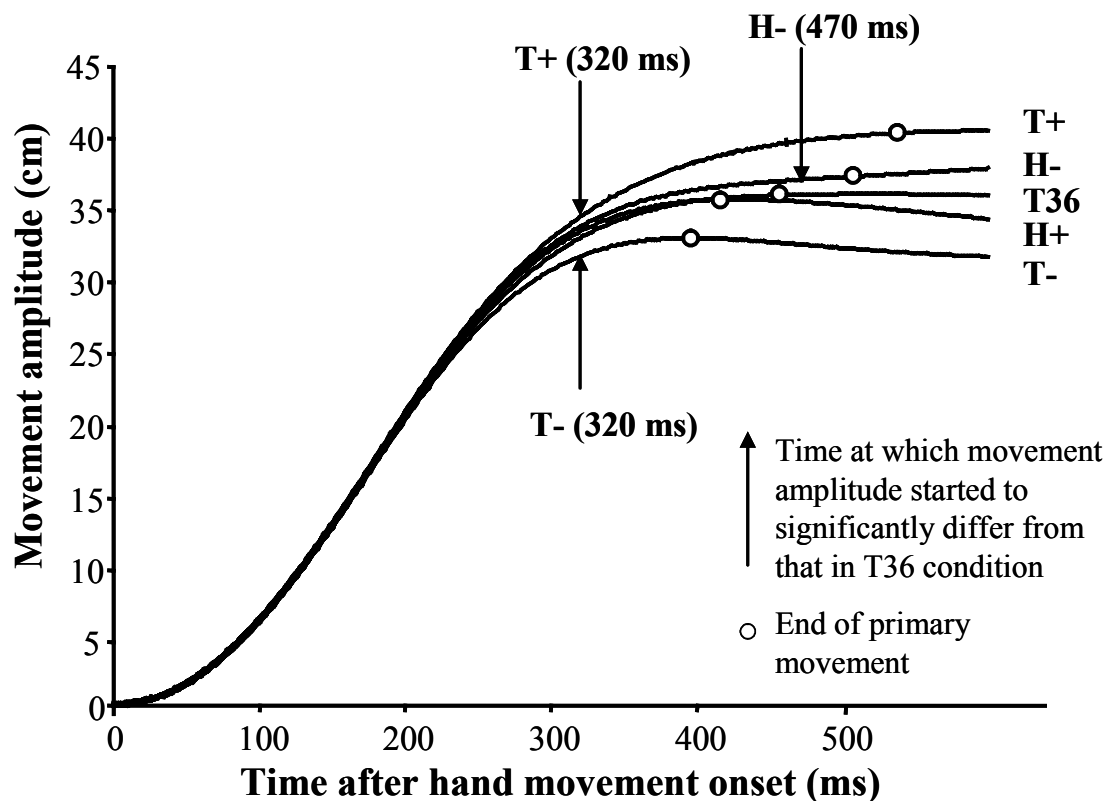


Fig. 4 Average movement amplitude as a function of time in the T36 condition and in conditions with a change of either target position or pointer LED position. Vertical arrows indicate when movement amplitude first significantly differed from the movement amplitude in T36 condition. Mean time of occurrence are reported in brackets

320 ms after movement onset, movement amplitude in T- condition (mean=31.8 cm) started to differ significantly from that measured in T36 condition (mean=33.1 cm). Therefore differences in movement amplitude in target displacement conditions were detected at the same time and approximately at the same position in T+ and T- conditions. However at the end of the primary movement in T- condition, movement amplitude still differed from that computed in T31.5 condition, indicating that the significant modification in movement amplitude did not allow subjects to bring the hand precisely to the target.

Movement amplitude was still not statistically different between H- and T36 conditions at the time movements were completed in T36 condition. Movement amplitude at movement offset in T36 condition was therefore used in the analysis to determine when movement amplitude in H- condition differed from that observed in control condition. The first significant differences appeared 470 ms after the hand left the starting position. However at the end of the primary movement, movement amplitude still differed from that in T40.5 condition. Therefore, the pointer LED was still not on the target by the end of the primary movement. Finally, as mentioned above no significant amplitude modification was observed during the primary movement in H+ condition. Overall, changes in movement amplitude were greater and occurred earlier following a change of target position than after a change of pointer LED position.

As stated above, the shift introduced in target or pointer LED positions occurred slightly before arm movement onset. When adding the mean latency between the change of visual information and the reaching onset to the time movement amplitude first started to be significantly different in each condition, mean reaction times to the change of visual feedback were 327 ms, 345 ms and 487 ms in T+, T- and H- conditions, respectively.

Movement duration

The ANOVA revealed a significant effect of the experimental conditions on the duration of the primary movement ($F_{6, 30}=45,34$; $P<0.001$). As shown in Fig. 5A movement duration increased with distance of the primary target. On average, movement duration was 407 ms, 454 ms and 473 ms in T31.5, T36 and T40.5 conditions, respectively. Movement duration in T+ condition (mean=537 ms) was significantly longer than movement duration in T36 and T40.5 conditions. This was probably linked to the observed increase in amplitude. Movement duration in H- condition (mean=503 ms) was significantly longer than movement duration in

T36 and T40.5 conditions, but significantly shorter than movement duration in T+ condition, where greater increases of amplitude were observed.

The decreased movement amplitude found in T- condition was associated with a significantly reduced movement duration (mean=394 ms) as compared to movement duration in T36 condition. Movement duration turned out to be not statistically different to movement duration in T31.5 condition (mean=407 ms). Movement duration in H+ condition (mean=414 ms) was also significantly reduced as compared to movement duration in T36 condition and was not statistically different to movement duration in T31.5 condition. This was an unexpected result as amplitude reduction was not observed in this condition.

Acceleration and deceleration phase durations

Durations of acceleration and deceleration phases of the primary movement are shown in Figure 5B for the seven experimental conditions. They were submitted to a 7 x 2 ANOVA [Condition (T31.5, T-, H-, T36, T+, H+, T40.5) x Phase (Acceleration, Deceleration)]. A significant interaction was found ($F_{6, 30}=23.27$; $P<0.001$). The decomposition of the interaction showed that acceleration phase duration was not statistically different between the conditions (global mean=192 ms). On average, deceleration phase duration was longer than acceleration phase duration and was markedly affected by the experimental conditions. For the conditions without target or pointer LED displacements, deceleration phase duration increased with target amplitude, except for the difference between T36 and T40.5 which was not significant ($P=0.09$). On average, deceleration phase duration was 223 ms, 264 ms and 279 ms in the T31.5, T36 and T40.5 conditions, respectively.

Deceleration phase durations were similar in T31.5, T- and H+ conditions (global mean=215 ms), but were shorter in these conditions than in all other conditions (global mean=299 ms). Therefore, when target or pointer LED was displaced in such a way that movement amplitude had to be reduced, a decrease in deceleration phase duration of the primary movement was observed. On the other hand, even though no significant change of movement amplitude was found in H+ condition, a significant decrease in deceleration phase duration was found.

Conditions requiring an increase in movement amplitude were associated with longer deceleration phases. Deceleration phase duration was statistically longer in H- condition (mean=315 ms) than in T40.5 condition (mean=279 ms). Deceleration phase duration was

longest in T+ condition (mean=340 ms), that is in the only condition where complete correction at the end of the primary movement was found.

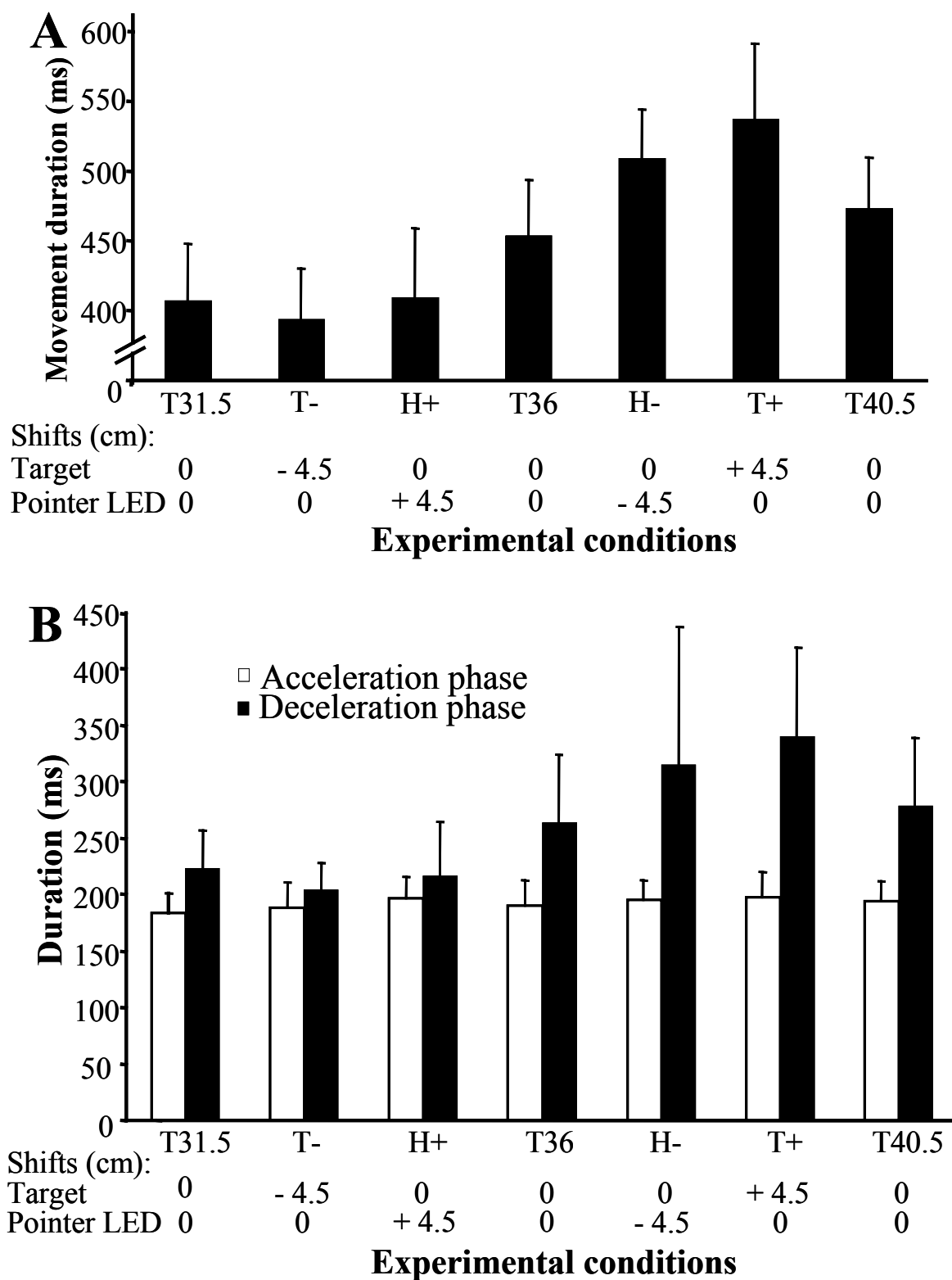


Fig. 5 Movement durations (A) and durations of the acceleration and deceleration phases (B)

Table 2 reports the statistical results of the analyses performed on the values of peak acceleration, peak velocity and peak deceleration and on the time of their occurrence. Overall, shifting the pointer LED or the target position only affected the deceleration phase and not the acceleration phase. This corroborates the findings that movement amplitude started to differ between T36 condition and conditions with perturbation only late in the trajectory (320 ms after movement onset or later).

Table 2 Summary of one-way ANOVAs on different kinematics landmarks

Acceleration peak	$F(6, 30)=1.07$; $P>0.05$
Time to peak acceleration	$F(6, 30)=0.60$; $P>0.05$
Velocity peak*	$F(6, 30)=12.10$; $P<0.001$
Time to peak deceleration**	$F(6, 30)=3.76$; $P<0.01$
Deceleration peak***	$F(6, 30)=9.28$; $P<0.001$

Post-hoc tests showed :

* no significant differences between T36, H-, T-, H+ and T+ conditions

** no significant differences between T36, H-, T-, H+ and T+ conditions

*** deceleration peak in T+ condition was significantly lower than in all other conditions except T36 and deceleration peak in T- condition was significantly higher than in all other conditions

A closer inspection of each trial for each subject was performed to search for trials in which the primary movements were composed of more than one peak velocity. Few such trials could be found, suggesting that online modifications of movement kinematics were generally smooth and continuous. However, an ANOVA revealed a significant effect of experimental condition on the number of trials with multiple velocity peaks ($F_{6, 30}=6.63$; $P<0.001$). Conditions T+ and H- had significantly more trials with multiple velocity peaks (global mean = 2.1/subject) than conditions T31.5, H+, T- and T36 (global mean = 0.5/subject). However there was no significant difference between T+, H- and T40.5 conditions. Therefore, subjects produced movements with multiple velocity peaks more frequently when longer distance was covered, irrespective of whether or not there was a jump in the pointer LED or target positions.

Stabilisation phase

A one-way ANOVA revealed a significant effect of the experimental conditions on the stabilisation phase duration ($F_{6, 30}=11.71$; $P<0.001$). This duration was similar in conditions with a shift in pointer LED (global mean=412 ms), and was significantly longer in these conditions than in all other conditions (with or without target displacements). On the other

hand, the stabilisation phase of these other conditions was not significantly different (global mean=225 ms). Therefore, target displacements had no effect on the stabilisation phase, while pointer LED displacements caused a considerable increase in the duration of the stabilisation period. This longer duration was associated, as seen in previous sections, to modifications in movement amplitude.

Eye movement parameters

Eye movements were analysed to verify how the changes in movement amplitude observed after target displacements could be related to oculomotor behaviour. Table 3 shows mean and standard deviation of eye movement parameters and statistical results are shown in Table 4. Theoretically, a retinal error was present at the end of the saccade in T- and T+ conditions due to the target displacement during the saccade and a corrective saccade was necessary to foveate the target. This oculomotor behaviour was always observed in T+ condition, where the angular distance of the target increased. However in T- condition, a corrective saccade was observed in only about one half of the trials (24 trials out of 42). In the other trials, no corrective saccade could be detected. The saccade undershot the primary target such that no corrective saccade was needed to bring gaze on the displaced target. Target undershoots of approximately 10% have been frequently reported in the literature (Baizer and Bender 1989; Becker and Fuchs 1969; Bekkering et al. 1995). This provided us with an opportunity to test whether the presence of retinal error at the end of a saccade and extra-retinal signals related to corrective saccades resulted in greater change of movement amplitude than the absence of these signals. A t-test for unrelated samples was used to test whether the amplitude of the primary arm movement was similar for trials with and without corrective saccades in T- condition. The result showed no significant difference ($t(9)=0.81$; $P>0.05$). A linear regression analysis describing the relationship between the magnitude of the corrective saccade and the amplitude of the primary arm movement was also performed. No correlation was found ($R^2=0.07$). Therefore, presence of retinal error and of subsequent corrective saccades was not associated with greater online modification of movement amplitude.

Table 3 Eye movement parameters in visual closed-loop reaching conditions

Experimental condition	T31.5	T-	H+	T36	H-	T+	T40.5
Initial target amplitude (°)	42	48	48	48	48	48	54
Delay between eye movement onset and hand movement onset (ms)	69 ± 26	63 ± 26	53 ± 36	59 ± 28	61 ± 29	52 ± 31	57 ± 32
Delay between eye movement onset and perturbation (ms)	-	38 ± 6	41 ± 9	-	42 ± 9	44 ± 9	-
Primary saccade							
Duration (ms)	89 ± 13	102 ± 19	102 ± 16	102 ± 22	103 ± 14	103 ± 12	114 ± 17
Amplitude (°)	38.7 ± 5.0	45.6 ± 4.2	44.8 ± 3.9	44.3 ± 4.1	45.1 ± 4.3	44.6 ± 5.4	50.4 ± 5.9
Delay between primary saccade offset and first differences in movement amplitude (ms)	-	218	-	-	367	207	-
Inter-saccadic latency (ms)	-	182 ± 32	-	-	-	197 ± 72	-
Corrective saccade							
Duration (ms)	-	26 ± 8	-	-	-	35 ± 12	-
Amplitude (°)	-	4.8 ± 2.4	-	-	-	9.4 ± 4.0	-
Delay between corrective saccade offset and first differences in movement amplitude (ms)	-	73	-	-	-	37	-

Table 4 Summary of statistical analyses on eye movement parameters

One-way ANOVA on primary saccade amplitude*	F(6, 30)=35.50; P<0.001
t-test for unrelated samples on inter-saccadic latency between T- and T+ conditions	t(9)=0.41; P>0.05
t-test for unrelated samples on corrective saccade amplitude between T- and T+ conditions	t(9)=1.31; P>0.05

*Post-hoc tests showed no significant differences between T36, H-, T-, H+ and T+ conditions

Control experiment with visual open-loop pointing

Modifications in movement amplitude were larger and occurred earlier in the trajectory when there was a change of target position than when the pointer LED was shifted. This result suggests greater processing efficiency for target-related visual information compared to that for hand-related visual information in the control of ongoing movements. However, in both T- and T+ conditions, subjects could use the visual feedback of the hand throughout the whole movement. Therefore, the processes resulting in movement modification could have not only involved target position information but also visual information of the hand. This possibility was tested in a control experiment in which the visual feedback of the actual hand position was withdrawn during the saccade, near movement onset. As in the previous experiment, subjects moved the pointer towards the targets positioned either at 31.5 cm, 36 cm or 40.5 cm from the starting position. In some trials using the 36 cm target, there was either a 4.5 cm

decrease or increase in target amplitude when the eye reached 40% of the target distance. Subjects (N=6) were the same as in the previous experiment and 7 trials were performed in each condition.

As in the previous experiment, none of the subjects perceived target displacements. Movement amplitude measured in the previous experiment (i.e. with visual feedback of the actual hand position) was compared with movement amplitude measured in the control experiment. A 5 x 2 ANOVA [Condition (T31.5, T-, T36, T+, T40.5) x Visual loop (Open, Closed)] showed a significant effect of condition ($F_{4, 20}=216.01$; $P<0.001$) but no effect of vision of the hand ($F_{1, 5}=0.13$; $P>0.05$) and no interaction ($F_{4, 20}=0.89$; $P>0.05$). Thus the amount of modification of movement amplitude was similar in visual open- and closed-loop conditions.

In T- condition, the amplitude of the primary movement significantly differed ($P<0.01$) from that recorded in T36 condition 380 ms after movement onset (movement amplitude=32.7 cm) as compared to 320 ms when hand visual feedback was available in the previous experiment.

In T+ condition, first significant differences ($P<0.01$) appeared 400 ms after arm movement onset (movement amplitude=36.8 cm) as compared to 320 ms when subjects could see their hand position during the movement. 530 ms after movement onset, the significant difference in amplitude between T+ and T40.5 conditions disappeared ($P>0.05$), suggesting complete correction of movement amplitude before the end of the primary movement.

All measured kinematics parameters are reported in Table 5. Except the acceleration phase duration, all of them were similarly affected by the experimental conditions as in the previous experiment. The acceleration phase turned out to be significantly affected by the experimental conditions but post-hoc tests failed to reveal any significant difference between the conditions.

Table 5 Kinematics data in visual open-loop reaching conditions

Experimental condition	T31.5	T-	T36	T+	T40.5
Primary movement					
Reached amplitude (cm)	32.4 ± 1.9	34.0 ± 1.5	36.9 ± 1.8	40.5 ± 2.0	41.4 ± 1.5
Time of first differences (ms)	-	360	-	380	-
Movement duration (ms)	440 ± 37	416 ± 43	463 ± 56	545 ± 66	492 ± 52
Peak velocity (cm/s)	139 ± 19	150 ± 17	152 ± 20	154 ± 18	163 ± 17
Acceleration phase					
Duration (ms)	194 ± 28	198 ± 27	206 ± 27	219 ± 32	212 ± 34
Peak acceleration (cm/s/s)	1402 ± 221	1487 ± 254	1484 ± 393	1453 ± 245	1512 ± 318
Time to peak acceleration (ms)	51 ± 22	38 ± 21	60 ± 26	58 ± 29	51 ± 25
Quantity (cm/s)	66679 ± 9560	71898 ± 8538	73456 ± 9993	74257 ± 9359	78232 ± 8428
Deceleration phase					
Duration (ms)	246 ± 34	190 ± 36	258 ± 50	326 ± 63	280 ± 51
Peak deceleration (cm/s/s)	-962 ± 222	-1055 ± 227	-1031 ± 241	-970 ± 207	-1056 ± 214
Time to peak deceleration (ms)	294 ± 42	292 ± 45	319 ± 52	324 ± 54	327 ± 51
Quantity (cm/s/s)	66496 ± 10105	72000 ± 8997	73672 ± 10343	74799 ± 9658	78348 ± 8537
Stabilisation phase					
Reached amplitude (cm)	32.3 ± 1.6	33.3 ± 1.2	36.8 ± 1.6	41.2 ± 1.8	41.6 ± 1.6
Duration (ms)	167 ± 176	157 ± 149	92 ± 110	164 ± 165	121 ± 160

Discussion

The results clearly showed earlier and greater online modifications in arm movement amplitude for changes in target position than for changes in seen hand position. This highlights the contribution of target position information in the online control of goal-directed arm movements. Therefore, these results corroborate those obtained by Elliott (1988) and Berkinblit and colleagues (1995) who used different experimental methods. Goal-directed arm movements, such as those performed in the present experiments, are externally driven by target position. Because the target is an external element of the body and not self-chosen by the subjects, information related to its position is of the highest importance in the organisation and accuracy of arm movements. With respect to target position information, visual feedback of the hand during the movement can be thought of as being less essential in the online control of arm movement. Indeed, results from several experiments suggest that both proprioceptive and visual information about hand starting position contributes to the planning of goal-directed arm movements (Ghez et al. 1995; Prablanc et al. 1979).

Péllisson et al. (1986) showed that subjects are able to adjust ongoing arm movements after a target displacement without visual feedback of the moving arm. This was confirmed by several authors (e.g. Blouin et al. 1995a; Komilis et al. 1993; Prablanc and Martin 1992; Turrell et al. 1998). Therefore, seeing simultaneously both the target and the hand is not necessary to control reaching movements. In our study, similar amounts of movement

amplitude modifications were observed for movements unfolding with and without hand visual feedback when a shift in target position occurred. However, a detailed analysis of movement kinematics showed that modifications of amplitude occurred earlier when visual feedback of the hand was available (on average 320 ms) than when it was not (on average 390 ms). A similar observation was also reported by Prablanc and Martin (1992) when the target displacements required an increase in movement amplitude but not a decrease. Together, these results suggest that visual feedback of the hand contributed to the corrections observed in the arm movement amplitude when a shift in target position occurred. They also imply that the similar accuracy sometimes found in movements with and without visual guidance should not be regarded as evidence for a non contribution of hand visual feedback in the control of arm movements. Even if the endpoints are similar, mechanisms underlying movement control can differ for movements with or without visual feedback. Interestingly, when the target position remained unchanged, no (in H+ condition) or only late (470 ms in H- condition) modifications of movement amplitude occurred following changes in seen hand position. This suggests that information related to hand position was processed more efficiently when a change of target position occurred. Information about target position error in the case where target is displaced seems to increase the CNS sensitivity to hand position information to perform the required change of movement amplitude. These operations would not be under voluntary control as subjects perceived neither changes in hand- or target-related visual feedback nor the ensuing modifications to the arm movement. This highlights the efficiency of automatic (unconscious) sensorimotor processes in the online control of goal-directed arm movements (Goodale et al. 1986; Pélisson et al. 1986; Prablanc and Martin 1992).

Differences between amplitude and directional control

Modifications in arm movement amplitude were associated with changes in movement kinematics and duration. When the shift in target or seen hand positions required a reduction in movement amplitude, a decrease in movement duration was observed. When the perturbation necessitated an increase in movement amplitude, movement duration increased. These changes in movement duration were entirely explained by changes in deceleration duration, the acceleration duration remaining constant across experimental conditions. This is in contrast with both Turrell et al.'s (1998) and Prablanc and Martin's (1992) studies where trajectory deviations were observed in the acceleration phase after unperceived target displacements. In these studies, target displacements required a modification in movement direction rather than a change of movement amplitude as in the present experiment. The fact

that movement direction is specified and controlled early in the trajectory could contribute for early trajectory deviations (Bard et al. 1985; Blouin et al. 1993b; Proteau et al. 2000; see Paillard 1996 for a review). As in the present study, Komilis et al. (1993) and van der Meulen et al. (1990) found that the movement acceleration phase is not modified when target displacements require a change of movement amplitude. Visual feedback of the initial portion of the movement would provide little information to control the extent of the movement. The present results therefore suggest that visual feedback of rapid arm movements better serve movement direction than movement amplitude. The speed of the movements was likely to high for the low-speed sensitive central vision to control movement extent. This may imply that the amplitude component of a rapid reaching movement is mainly controlled by proprioceptive feedback and/or feedforward processes.

Task spatio-temporal constraints

Changes in target or pointer LED positions that required a lengthening of movement amplitude resulted in greater corrections than those requiring a shortening of movement amplitude. This could be explained by differences in the spatio-temporal constraints between these two types of perturbations. Indeed, when the perturbation decreased the relative distance between target and pointer LED position by 4.5 cm, subjects had less time to correct their ongoing movements and were therefore more likely to overshoot the target. For instance, the first significant correction observed when the shift in target position decreased the required movement amplitude appeared only when the hand was almost on the target. The braking that was found in this condition occurred too late to stop the hand precisely on the target. On the other hand, spatio-temporal constraints were smaller when the perturbation increased the relative distance between target and pointer LED positions, thus providing more chance for adjustments to take place. Complete correction in movement amplitude was found by Pélisson et al. (1986) (see also Goodale et al. 1986) when target distance was either increased or decreased during saccadic suppression. However, the increase and decrease in target amplitude were 4 cm and 2 cm, respectively. The smaller modifications necessary when the target distance was decreased could account for the complete correction in this condition. In the present study, the 3 cm decrease in movement amplitude found when the target distance was reduced by 4.5 cm, was similar if not greater than in Pélisson et al.'s study.

Eye-related signals in the online control of arm movement amplitude

Two different oculomotor behaviours were observed when target angular distance was reduced during the saccade. In about half of the trials, a retinal error was present after the primary eye movement and a corrective saccade, in the opposite direction to the primary saccade, was necessary to foveate the displaced target. In the other trials, the primary saccade undershot the target in such a way that no corrective saccade had to be performed to bring the target onto the fovea. Results showed that arm movement endpoints were similar irrespective of whether or not a corrective saccade was present. In this case, retinal error signal after the primary saccade and/or extra-retinal signals related to the corrective saccade did not result in greater correction in movement amplitude. Conversely, it is worth mentioning that the early target fovealisation in trials without corrective saccade did not result in an increased movement accuracy as compared to the trials with later target fovealisation (i.e. with corrective saccades). The results of the present study therefore argue for a rapid registering of both eye position and retinal information after the primary saccade to update accordingly the internal representation of target position and the arm motor commands. This implies that both types of information are available and accurate between the primary and the corrective saccades. The importance of sampling visual feedback at the end of the primary saccade for controlling arm movement was already proposed by several authors (Goodale et al. 1986; Péliisson et al. 1986; Prablanc and Martin 1992; Vercher et al. 1994).

Hand position : vision and proprioception

An interesting observation of this study was that subjects never perceived the 4.5 cm mismatch between their actual hand position and the pointer LED indicating hand position. Rossetti et al. (1995) have shown that mismatch between visually and proprioceptively defined hand position is not perceived in peripheral vision. In the present experiment, the pointer LED position was changed with respect to the hand near mid-flight of the saccade, that is in peripheral vision. Towards the end of the arm movement, the pointer LED was seen in central vision and subjects still did not perceive the mismatch. In a preliminary experiment, subjects clearly detected the gap when it was present at the start of the trial and seen in central vision. It is as if subjects re-calibrated their arm position sense in a single movement through the new visual feedback of their hand position. There are reports in the literature that non-cognitive sensorimotor adaptation is more robust than adaptation that takes place through conscious processes (Ingram et al. 2000). The fact that subjects did not perceive the 4.5 cm pointer LED displacement that occurred during the saccadic suppression suggests that unconscious adaptation may also be quicker to develop. However, subjects never perceived a

difference between their hand and pointer LED positions when, after a trial with a shift in the pointer LED position, the pointer LED that corresponded to the actual hand position was first lit. This suggests that, if re-calibration of arm position sense occurred during a single trial, visual feedback of the actual hand position at the start of the trials allowed subjects to return to a normal arm position calibration. Questions related to the fact that subjects did not perceive the shift in the seen hand position that occurred during saccadic suppression are of great interest in the general field of sensorimotor control. However, further experiments that specifically address these questions using the appropriate protocols are needed.

Acknowledgements

This work received financial support from the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS - Program ROBEA) and the Université de la Méditerranée. We are especially grateful to Alain Donneaud and Georges Jimenez for their technical assistance when building the experimental set-up and to Marcel Kaszap and Thelma Coyle for programming expertise. We thank two anonymous reviewers for helpful comments made on a previous version of this paper.

References

- Baizer JS, Bender DB (1989) Comparison of saccadic eye movements in humans and macaques to single-step and double-step target movements. *Vision Res* 29:485-495
- Bard C, Hay L, Fleury M (1985) Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Can J Psychol* 39:151-161
- Bard C, Paillard J, Fleury M, Hay L, Larue J (1990) Positional versus directional control loops in visuomotor pointing. *Eur J Cognit Psychol* 10:145-156
- Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O (1999) Deafferentation and pointing with visual double step perturbations. *Exp Brain Res* 125:410-416
- Becker W (1989) Metrics. In: Wurtz RH; Goldberg ME (eds) *The neurobiology of saccadic eye movements*, ch 2. Elsevier, Amsterdam, pp13-67
- Becker W, Fuchs AF (1969) Further properties of the human saccadic system: eye movements and correction saccades with and without visual fixation points. *Vision Res* 9:1247-1258
- Bekkering H, Abrams RA, Pratt J (1995) Transfer of saccadic adaptation to the manual motor system. *Hum Mov Sci* 14:155-164
- Berkinblit MB, Fookson OI, Smetanin B, Adamovich SV, Poizner H (1995) The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Exp Brain Res* 107:326-330
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Paillard J, Fleury M, Forget R, Lamarre Y (1993a) Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 93:324-331
- Blouin J, Bridgeman B, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995a) Visual stability with goal-directed eye and arm movements toward a target displaced during saccadic suppression. *Psychol Res* 58:169-176
- Blouin J, Gauthier GM, Vercher J-L, Cole J (1996) The relative contribution of retinal and extraretinal signals in determining the accuracy of reaching movements in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 109:148-153
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1993b) Directional control of rapid arm movements : the role of the kinetic visual feedback system. *Can J Exp Psychol* 47:678-696
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995b) Control of rapid arm movements when target position is altered during saccadic suppression. *J Motor Behav* 27:114-122
- Boulinguez P, Blouin J, Nougier, V (2001) The gap effect for eye and hand movements in double-step pointing. *Exp Brain Res* 138:352-358

- Bridgeman B, Lewis S, Heit G, Nagle M (1979) Relation between cognitive and motor-oriented systems of visual position perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 5:692-700
- Carlton LG (1981) Visual information : the control of aiming movements. *Q J Exp Psychol A* 33:87-93
- Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 2:563-567
- Desmurget M, Pélisson D, Rossetti Y, Prablanc C (1998) From eye to hand: Planning goal-directed movements. *Neurosci Biobehav Rev* 22:761-788
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C (1997) Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res* 115:180-186
- Elliott D (1988) The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Can J Psychol* 42:57-68
- Elliott D, Allard F (1985) The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *Q J Exp Psychol A* 37:407-425
- Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47:381-391
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Massey JT (1981) Spatial trajectories and reaction times of aimed movements: effects of practice, uncertainty, and change in target location. *J Neurophysiol* 4:725-743
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF (1995) Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 73:361-372
- Gielen CCAM, van den Oosten K, Pull ter Gunne F (1985) Relation between EMG activation patterns and kinematic properties of aimed arm movements. *J Mot Behav* 17:421-442
- Gonshor A, Malcolm R (1971) Effect of changes in illumination level on electro-oculography (EOG). *Aerospace Medicine* 42:138-140
- Goodale MA, Pélisson D, Prablanc C (1986) Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320:748-750
- Ingram HA, van Donkelaar P, Cole J, Vercher J-L, Gauthier GM, Miall RC (2000) The role of proprioception and attention in a visuomotor adaptation task. *Exp Brain Res* 132:114-126

- Komilis E, Pélisson D, Prablanc C (1993) Error processing in pointing at randomly feedback-induced double-step stimuli. *J Mot Behav* 25:299-308
- Lemay M, Proteau L (2001) A distance effect in a manual aiming task to remembered targets: a test of three hypotheses. *Exp Brain Res* 140:357-368
- Martin O, Teasdale N, Simoneau M, Corbeil P, Bourdin C (2000) Pointing to a target from an upright position in human: tuning of postural responses when there is target uncertainty. *Neurosci Lett* 281:53-56
- Messier, J., Kalaska, J.F. (1999) Comparison of variability of initial kinematics and endpoint of reaching movements. *Exp Brain Res*: 125:139-152
- Nougier V, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Cole J, Forget R, Paillard J, Lamarre Y (1996) Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res* 109:473-482
- Paillard J (1996) Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Can J Physiol Pharmacol* 74:401-417
- Pélisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of the double step stimulus. *Exp Brain Res* 62:303-311
- Prablanc C, Echallier JF, Jeannerod M, Komilis E (1979) Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biol Cybern* 35:183-187
- Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67:455-469
- Prablanc C, Pélisson D, Goodale MA (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Exp Brain Res* 62:293-302
- Proteau L, Boivin K, Linossier S, Abahnini K (2000) Exploring the limits of peripheral vision for the control of movement. *J Mot Behav* 32:277-86
- Redon C, Hay L, Velay J-L (1991) Proprioceptive control of goal-directed movements in Man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *J Mot Behav* 23:101-108
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C (1995) Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 74:457-463

- Sittig AC, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM (1987) The contribution of afferent information on position and velocity to the control of slow and fast human forearm movements. *Exp Brain Res* 67:33-40
- Spijkers W, Spellerberg S (1995) On-line visual control of aiming movements? *Acta Psychol (Amst)* 90:333-48
- Soechting JF, Lacquaniti F (1983) Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. *J Neurophysiol* 49:548-564
- Steyvers M, Verschueren SM, Levin O, Ouamer M, Swinnen SP (2001) Proprioceptive control of cyclical bimanual forearm movements across different movement frequencies as revealed by means of tendon vibration. *Exp Brain Res* 140:326-34
- Turrell Y, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Martin O (1998) Corrective loops involved in fast aiming movements: effect of task and environment. *Exp Brain Res* 120 :41-51
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJ (1996) How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Exp Brain Res* 111:253-61
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJD (1998) The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res* 122:367-377
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJD (1999) Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res* 125:43-49
- van der Meulen JHP, Gooskens RHJM, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM, Wilhelm K (1990) Mechanisms underlying accuracy in fast goal-directed arm movements in man. *J Mot Behav* 22:67-84.
- van Sonderen JF, Gielen CCAM, van der Gon JJD (1989) Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Exp Brain Res* 78:139-146
- Vercher J-L, Magenes G, Prablanc C, Gauthier GM (1994) Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets: spatial and temporal analysis. *Exp Brain Res* 99:507-523

Rappel concernant l'étude 1

L'étude 1 a clairement montré l'importance de l'information visuelle relative à la position de la cible par rapport à l'information visuelle relative à la position de la main. Toutefois, si cette étude a permis de répondre à certaines interrogations, nombreuses sont les questions qui en découlent. La principale concerne sans doute l'utilisation limitée du feedback visuel de la main, une observation qui semblait en opposition avec nombre d'études ayant montré le rôle essentiel de ce type d'information dans le contrôle de mouvements d'atteinte manuelle (pour une revue, voir Paillard 1996). En fait, une analyse approfondie de la littérature a laissé suggérer que la nature de la tâche pourrait avoir limité le traitement optimal de l'information visuelle. En effet, les sujets devaient principalement contrôler l'amplitude de leurs mouvements, et ceux-ci pouvaient être qualifiés de mouvements rapides ($TM=456$ ms en moyenne). Une analyse supplémentaire a alors été réalisée pour observer l'effet du temps de mouvement sur les modifications d'amplitude réalisées sur la base d'une information visuelle modifiée de la position de la cible ou de la main. Nous n'avons pas observé de corrélation entre modification d'amplitude du mouvement et temps de mouvement. Ceci montre à la fois que l'information visuelle n'était pas plus utilisée pour modifier l'amplitude du mouvement lorsque le temps de mouvement était plus long, mais aussi que l'information visuelle était utilisée de la même façon pour les mouvements les plus rapides. Cette analyse supporte donc l'hypothèse que l'utilisation « limitée » de l'information visuelle de localisation de main était due à l'utilisation de l'information proprioceptive discordante. L'étude 2 avait pour but d'examiner l'utilisation des informations visuelles et proprioceptives de la main dans le contrôle en ligne de mouvements d'atteinte manuelle lorsque seule la composante directionnelle du mouvement est à contrôler.

Online control of the direction of rapid reaching movements

Fabrice Sarlegna, Jean Blouin, Jean-Louis Vercher,
Jean-Pierre Bresciani, Christophe Bourdin and Gabriel M. Gauthier

Paru dans la revue Experimental Brain Research, N°157, pp 468-471

F. Sarlegna, J. Blouin (✉), J.-L. Vercher, J.-P. Bresciani, C. Bourdin, G.M. Gauthier

UMR Mouvement & Perception

CNRS et Université de la Méditerranée

163, Avenue de Luminy

13288 Marseille

FRANCE

e-mail: blouin@laps.univ-mrs.fr

Tel: + 33 4 91 17 22 77; Fax: +33 4 91 17 22 52

Abstract Online visual control of the direction of rapid reaching movements was assessed by evaluating how human subjects reacted to shifts in seen hand position near movement onsets. Participants (N=10) produced saccadic eye and rapid arm movements (mean duration=328 ms) towards a peripheral visual target in complete darkness. During the saccade, visual feedback of hand position could be shifted by 1, 2, 3 or 4 cm perpendicularly to the main movement direction. The resulting discrepancies between visual and proprioceptive information about hand position were never consciously perceived by the subjects. Following the shifts, hand trajectories deviated from those produced in a control condition (without shift) in order to bring seen hand position closer to the target. Globally, the deviations corresponded to 45% of the shifts, regardless of their magnitude or movement duration. This finding highlights not only the efficiency of visual feedback processing in online motor control but also underlines the significant contribution of limb proprioception.

Key words : Reaching movement - Online control – Direction
Peripheral vision – Arm proprioception

Introduction

The contribution of visual feedback of hand position/displacement in the control of reaching movement direction has received support in several studies (for a review, see Paillard 1996). A frequently-used paradigm consists in comparing terminal accuracy of goal-directed arm movements performed with different types of visual feedback (e.g. no feedback, feedback during either the first or last portion of the trajectory, feedback during entire trajectory). Using such a paradigm, a number of studies reported that directional accuracy of rapid arm movements was greater when the hand could only be seen early in the trajectory than when visual feedback was not available (Abhanini and Proteau 1999; Bard et al. 1985; Blouin et al. 1993b). Authors of these studies concluded that visual feedback of the moving limb can be processed online and rapidly to optimise directional accuracy.

However, a series of studies has cast doubts on the possibility that visual feedback of the hand is continuously processed to control rapid arm movements. Among these studies are those that reported similar accuracy for reaching movements performed with or without vision of the moving limb (e.g. Prablanc and Martin 1992; Vercher et al. 1994). The possibility that the benefit in directional accuracy when visual feedback of the moving limb is available could rely on enhanced feedforward processes rather than feedback processes has also been tested (Blouin et al. 1993a), but no definitive conclusions about online visual control of rapid arm movements could be reached. More recently, Bédard and Proteau (2001) have suggested that, for movements lasting between 240 and 310 ms, visual feedback of the trajectory can only be used offline to increase the directional accuracy of subsequent movements (facilitation of feedforward processes) and not online.

In the present experiment, we used a new experimental protocol to determine whether visual feedback of the hand trajectory could be processed to control online the direction of rapid arm movements. During the saccade towards the peripheral target, seen hand position was unconsciously shifted perpendicularly to the main movement direction, near reaching onset. If reaching movements were controlled purely by feedforward processes, no change in movement trajectory should be observed when the randomly-introduced shift of visual feedback occurred. If visual feedback of the hand was processed online, the shifts should have resulted in predictable modifications of movement direction.

A second goal of the experiment was to determine whether the importance given to hand visual feedback in movement control (in relation to proprioceptive feedback of the arm) increased with the magnitude of the visually-detected deviation of hand trajectory compared

to the desired trajectory. To explore this possibility, we assessed the effect of different magnitudes of the shifts in seen hand position on movement trajectories.

Methods

Ten right-handed subjects (males, 24-37 years-old) performed the experiment, which was approved by the local Ethics Committee. In complete darkness, seated subjects held a pointer at chest level (see Fig. 1A). Nine light-emitting diodes (LEDs), mounted on the upper-end of the pointer, were used to provide visual feedback of hand position (see Fig. 1B). One LED was directly above the pointer, hereafter referred to as the LED indicating true hand position; the other LEDs were positioned 1, 2, 3 and 4 cm both to the left and to the right of this LED. Signals from two potentiometers, located at the pointer base, were sampled at 500 Hz to obtain the pointer coordinates. A head-rest prevented head movements. The virtual images of two green LEDs, located above a semi-reflecting horizontal glass and appearing at chest level at 0° (straight-ahead) and 24° (to the right), were used as fixation-point and target, respectively. Hand starting position was near the abdomen of the participant, 44 cm from the target. Horizontal eye movements were recorded at 500 Hz, by DC-electro-oculography.

A trial started with subjects gazing at the fixation-point for 1.5 s. The pointer-LED indicating true hand position was also lit. At the extinction of the fixation-point, the target appeared for 1 s. Subjects produced a saccadic eye movement towards the target and stretched out the arm to full extension in order to "pass through" the virtual target. Therefore, the task did not have an amplitude requirement: only movement direction had to be controlled. Participants were requested to synchronise eye and arm movement onsets and to produce rapid movements. At mid-flight of the saccade, the pointer-LED could be (i) continuously lit, still indicating true hand position (H0 condition), (ii) switched off, whereas the LED positioned 1, 2, 3 or 4 cm on its left was lit (H-1, H-2, H-3 or H-4 condition, respectively), (iii) switched off, whereas the LED positioned 1, 2, 3 or 4 cm on its right was lit (H+1, H+2, H+3 or H+4 condition, respectively).

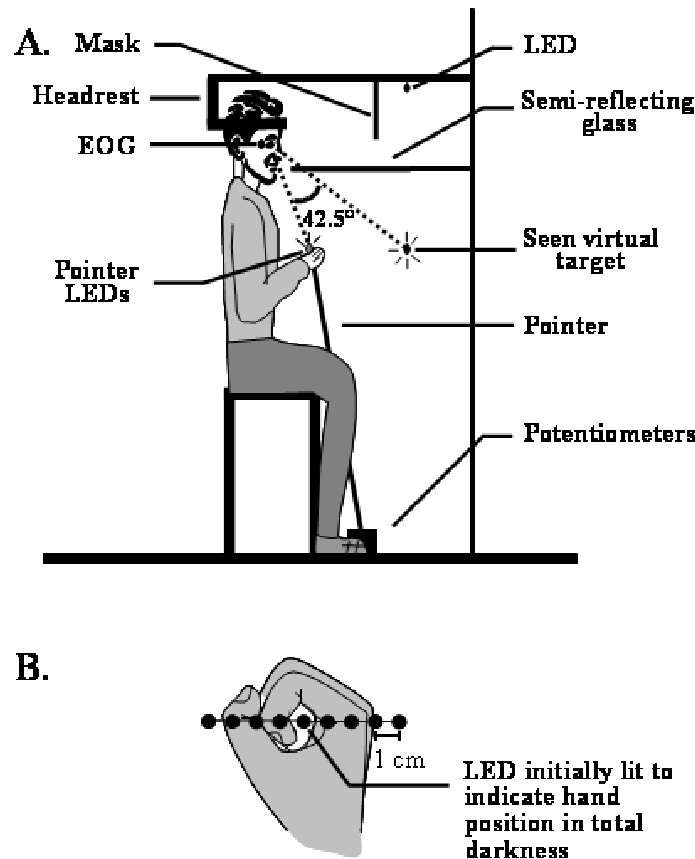


Fig. 1 A. Side-view of the apparatus **B.** Top-view of the nine LEDs that were used to provide true or erroneous visual feedback on hand position in complete darkness. Only one LED was lit at the same time.

In the fronto-parallel plane of the target, shifts of 1, 2, 3 and 4 cm represented 1.2°, 2.4°, 3.6° and 4.8° of visual angle, respectively. The nine experimental conditions were pseudo-randomly presented in one session (six trials per condition). The main measured parameter was the direction of the hand (rather than the direction of the illuminated LED).

Results

Subjects never reported seeing the shifts in the pointer-LED. This is because the shifts occurred during the saccade towards the target, that is when the spatial perception of visual stimuli is highly reduced (Bridgeman et al. 1994). Subjects reached accurately the 24° target when the pointer-LED continuously indicated true hand position (mean=23.3°). However when a shift in pointer-LED occurred, hand trajectories deviated in the opposite direction to the shift (see Fig. 2A). An ANOVA showed that hand direction at the target plane was significantly affected by shifts in pointer-LED ($F_{8,72}=28.4$; $P<0.001$). Post-hoc tests

(Newman-Keuls; $p < 0.05$ unless otherwise specified) showed that hand direction in H-2 (mean=24.4°), H-3 (mean=24.9°), H-4 (mean=26.0°), H+2 (mean=22.3°; $P=0.06$), H+3 (mean=22.3°) and H+4 (mean=21.2°) conditions differed from the H0 control condition. No significant change in hand direction was observed following the smallest shifts in pointer-LED despite a tendency to do so (means of 23.9° and 22.7° in H-1 and H+1 conditions, respectively, compared to mean=23.3° in H0 condition). This was presumably due to the small trajectory deviations that were expected if the small shifts in seen hand position were taken into account. Shifting the pointer-LED had no significant effect on the within-subject variability of hand direction at the target plane (mean=1.7°; $F_{8,72}=0.7$; $P > 0.05$). To determine whether pointer-LED shifts to both sides had similar effects on movement trajectories, we computed the absolute hand deviations obtained in each pointer-LED shift condition with respect to hand direction in the H0 condition. The side to which pointer-LED was shifted did not significantly affect hand deviations (absolute values) as an 2 x 4 ANOVA [Side (Left, Right) x Shift magnitude (1, 2, 3, 4)] did not show significant Side effect ($F_{1,9}=0.37$; $P > 0.05$) nor significant interaction ($F_{3,27}=1.14$; $P > 0.05$).

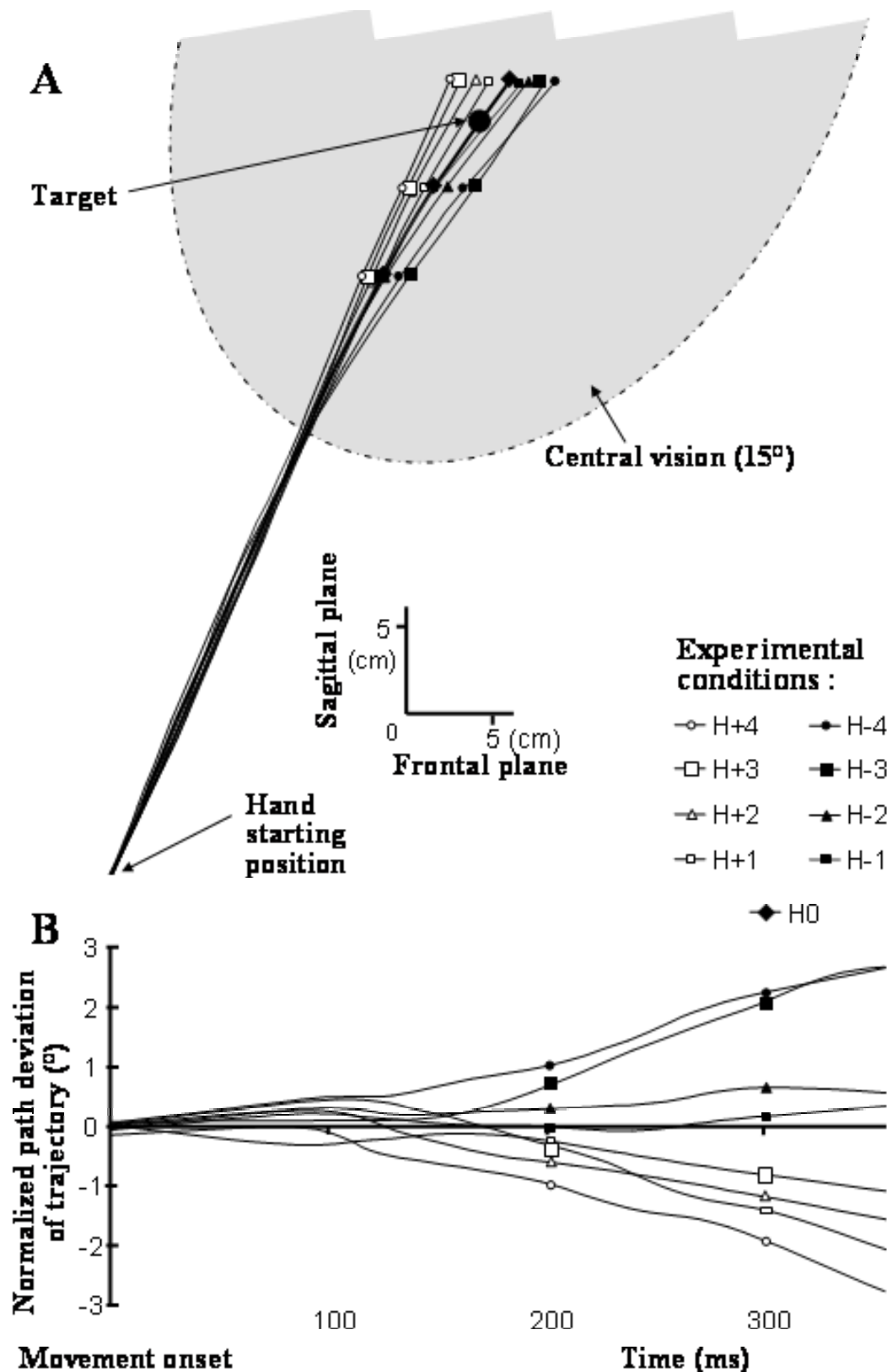


Fig. 2 A. Top-view of mean spatial paths obtained in each experimental condition for one subject. The grey area represents the zone covered by the central vision when the subjects

were looking at the target **B**. Normalised hand deviations (with respect to control H0 condition) plotted as a function of movement time.

Figure 3 plots the observed deviation in hand trajectory against the required deviations for the pointer-LED to be on target. The data were well fitted by a linear regression ($R^2=0.97$) with a slope of 0.45. This suggests that subjects modified movement trajectory such that 45% of the unconsciously perceived shift was taken into account, and this proportion did not depend on the magnitude of the pointer-LED shift.

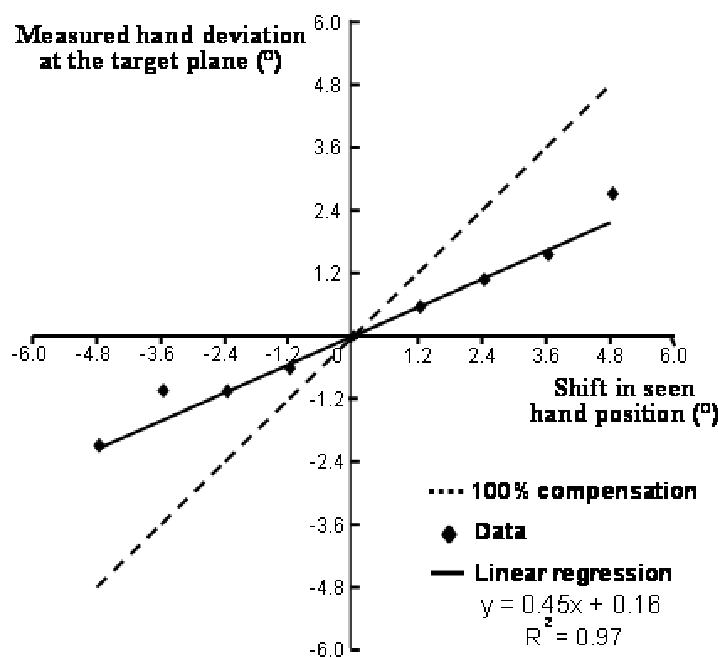


Fig. 3 Hand deviations on reaching target plane (compared to control condition H0) plotted against the magnitude of pointer-LED shifts. The solid line represents the linear regression whereas the dashed line represents theoretical hand deviations if subjects would have brought exactly the seen hand position onto the target.

Movement duration (time elapsed between the first time hand velocity reached 5 cm/s and the moment the hand intersected the target plane) was not significantly affected by the shifts of visual feedback (mean=328 ms; $F_{8,72}=0.89$; $P>0.05$). Neither peak velocity (mean=219 cm/s; $F_{8,72}=1.49$; $P>0.05$) nor time-to-peak velocity (mean=204 ms; $F_{8,72}=0.52$;

$P>0.05$) were significantly affected by the shifts of visual feedback. One reason why path deviations were smaller than the shifts of visual feedback (45%) could be because movement durations were too short to allow subjects to bring the pointer-LED to the target. Because movement durations were highly variable (ranging between 178 and 630 ms), it was possible to test this hypothesis by plotting hand direction at the target plane against movement duration. However, R^2 values of the linear regression were very low, ranging between 0.15 and 0.37 for all conditions (mean=0.21). This suggests that hand visual feedback was similarly processed irrespectively of the speed of the movements (including those that were very fast).

The timing between the shift in pointer-LED and movement onset was not affected by the experimental conditions ($F_{7,63}=0.9$; $P>0.05$). In most of the trials, the shift occurred before movement onset (mode=130 ms, using 4 ms bins) but the shift/movement onset latency was highly variable (SD=117 ms). To determine whether longer latencies were associated with greater trajectory deviations, hand deviation at the target plane was plotted against the corresponding latency shift/movement onset. R^2 values of the linear regression ranged between 0.16 and 0.42 (mean=0.25) across experimental conditions. Therefore similar hand deviations were observed irrespectively of the length of time during which subjects had access to the modified visual feedback of hand position during the reaction time and irrespectively of whether hand visual feedback was shifted before or after movement onset. This suggests that the deviations in movement trajectories observed in the present study were the result of an online control of the reaching movement. This is also supported by the fact that the initial hand direction was not affected by the shifts in the pointer-LED and the fact that path deviations appeared only near mid-trajectories (see Fig. 2B).

Discussion

Shifting seen hand position resulted in marked and predictable deviations of rapid arm movements. As the shifts were randomly introduced near movement onset, only online control of movement direction based on hand visual feedback could account for the observed deviations. These results do not support the suggestion of Bédard and Proteau (2001) that the increase in directional accuracy observed when visual feedback of rapid movements is allowed only derives from enhanced feedforward processes and does not involve online motor control. Differences between the present results and those reported by Bédard and Proteau (2001), who studied video-aiming movements, support the view that the control of manual- and video-aiming movements relies on distinct processes (Clower and Boussaoud 2000). The

complex sensori-motor transformations required in video-aiming tasks (due to motions of the monitor-viewed cursor and of the hand occurring in different planes) could therefore explain why Bédard and Proteau (2001) found no significant online contribution of visual feedback of the fast (cursor) movement. Results from Lhuisset and Proteau (2002) however showed that visual feedback of the cursor can be processed online to control video-aiming movement direction when slower movements are performed (movement duration about 550 ms).

Shifting seen hand position has also been used to test the online control of the amplitude of rapid movements (Sarlegna et al. 2003). The effect appeared to be smaller than in the present study where subjects had only to control movement direction. First deviations of movement trajectory appeared when the hand's visual image entered in central vision. However, considering both the delays inherent to visual information processing and the time necessary to amend the arm motor commands, the change in movement direction likely resulted from visual feedback of the hand when it swept the peripheral retina. Taken together, these results support the suggestion that movement direction is controlled early in the trajectory by processing hand visual feedback from peripheral vision and that movement extent is under visual guidance towards the end of the reaching when the hand appears in central vision (Bard et al. 1985; Blouin et al. 1993b). The high speed of the movement in Sarlegna et al.'s study (2003, movements lasted about 450 ms for a 36 cm target) presumably prevented optimal control of movement amplitude by the low-speed sensitive central vision (see Paillard 1996).

Subjects changed movement trajectory such that about half of the unconsciously perceived shift in hand visual feedback was taken into account, regardless of shift magnitude. This suggests that the contribution of visual feedback did not depend on the magnitude of the visually-detected errors in hand trajectory. The limited use of hand visual feedback neither came from the spatio-temporal constraints of the task. For instance, while subjects could produce trajectory deviations as large as 2.8° (as evidenced in H-4 condition), they only produced a 1.1° deviation when a 2.4° deviation was required to bring the pointer-LED on the target (H-2 condition). Corrections following a change in the seen hand position were smaller than those that resulted in a shift in the target position (e.g. Prablanc and Martin 1992). This could be due to the fact that with respect to target position information (derived through vision), visual feedback of the hand during the movement can be thought of as being less essential in the online control of arm movement because the proprioceptive sense also informs the CNS about hand position (Sarlegna et al. 2003). These results suggest that online control of movement direction not only involved visual feedback but also proprioception of the limb.

Visual and proprioceptive information were presumably integrated with respective weights of 45% and 55% during the (rapid) reaching movement to control direction, as suggested by the slope of the linear regression (see Fig. 3). However, the respective contributions of vision and proprioception in hand position/movement coding are probably task-specific as they vary with hand position relative to the body (Plooy et al. 1998; van Beers et al. 2002).

Acknowledgements

This work received financial support from the CNRS (Program ROBEA) and the Université de la Méditerranée. We thank Alain Donneaud for technical assistance and Marcel Kaszap and Thelma Coyle for programming expertise. We also thank Luc Proteau and an anonymous reviewer for numerous comments made on an earlier version of this paper.

References

- Abahnini K, Proteau L (1999) The role of peripheral and central visual information for the directional control of manual aiming movements. *Can J Psychol* 53:160-175
- Bard C, Hay L, Fleury M (1985) Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Can J Psychol* 39:151-161
- Bédard P, Proteau L (2001) On the role of static and dynamic visual afferent information in goal-directed aiming movements. *Exp Brain Res* 138:419-431
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Fleury M (1993) On-line versus off-line control of rapid aiming movements. *J Mot Behav* 25:275-279
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1993) Directional control of rapid arm movements: the role of the kinetic visual feedback system. *Can J Exp Psychol* 47:678-696
- Bridgeman B, Vanderheijden AHC, Velichkovsky BM (1994) A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behav Brain Sci* 17:247-258
- Clower DM, Boussaoud D (2000) Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *J Neurophysiol* 84:2703-2708
- Lhuisset L, Proteau L (2002) Developmental aspects of the control of manual aiming movements in aligned and non-aligned visual displays. *Exp Brain Res* 146:293-306
- Paillard J (1996) Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Can J Physiol Pharmacol* 74:401-417
- Plooy A, Tresilian JR, Mon-Williams M, Wann JP (1998) The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Exp Brain Res* 118:415-420
- Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67:455-469
- Sarlegna F, Blouin J, Bresciani J-P, Bourdin C, Vercher J-L, Gauthier GM (2003) Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movement. *Exp Brain Res* 151:524-535
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002) When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12:834-837
- Vercher J-L, Magenes G, Prablanc C, Gauthier GM (1994) Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets: spatial and temporal analysis. *Exp Brain Res* 99:507-523

Rappel concernant l'étude 2

L'étude 2 a permis de mettre en évidence la capacité d'intégration rapide et précise du SNC des informations visuelles et proprioceptives sur la position de la main. Dans cette expérience où seule la direction du mouvement était à contrôler, l'information visuelle a été utilisée de manière consistante et significative, un résultat différant singulièrement de celui obtenu dans l'étude 1 où essentiellement l'amplitude du mouvement était à contrôler. Dès lors, il nous a paru intéressant d'étudier une tâche où des modifications de l'information visuelle devaient, si elles étaient utilisées, résulter en des modifications de l'amplitude et de la direction du mouvement. Les questions sous-jacentes étaient de savoir si le contrôle des deux composantes serait identique aux deux expériences précédentes ou si il y aurait un effet de type interaction au niveau du contrôle. Dans le cas d'une telle interaction, est-ce que le contrôle directionnel, efficace pour réaliser un traitement rapide de l'information visuelle, permettrait d'ajuster également l'amplitude en facilitant l'utilisation du feedback visuel ? Observerait-on un cas de figure opposé, où le contrôle de l'amplitude « inhiberait » le contrôle directionnel ?

The control of amplitude as a constraint
for the online control of the direction of rapid arm movements

Fabrice Sarlegna, Jean Blouin and Gabriel M. Gauthier

F. Sarlegna, J. Blouin (✉), G.M. Gauthier
UMR Mouvement & Perception
CNRS et Universit  de la M diterran e
163 Avenue de Luminy
13288 Marseille Cedex 9 France
e-mail: blouin@laps.univ-mrs.fr
Tel: (33) 4 91 17 22 77; Fax: (33) 4 91 17 22 52

Abstract The aim of the present study was to investigate the online control of the direction and the amplitude of rapid reaching movements. Subjects (N=8), seated in a dark room, were instructed to look at and reach with the hand a visual target while holding a pointer. Nine LEDs mounted on the tip of the pointer were used to provide true or erroneous visual feedback about hand position. In some trials, the pointer LED that signalled true hand position was shifted to influence the amplitude, the direction or both components of the movement. The shifts were triggered during the ocular saccade towards the target such that subjects did not consciously perceive these displacements which occurred near arm movement onset. Movements were realised at high speed, as indicated by a mean peak velocity of 278 cm/s. Results showed that the reaching movement were hardly affected by the shifts in the seen hand position. Indeed, the actual hand was brought very close to the target before substantial modifications of amplitude or direction were realised in a secondary movement phase. These subsequent modifications corresponded to 85% of the shift of hand visual feedback, irrespectively of the considered parameter. These results, combined with those obtained in recent study showing that hand visual feedback can be used online efficiently to control movement direction in a task without amplitude requirement (Sarlegna et al. 2004), suggest that the online control of rapid reaching movement direction is impaired when subjects have also to control the amplitude of their movements.

Keywords: Online control - Reaching movement – Hand visual feedback
Direction - Amplitude

Introduction

The hypothesis of distinct sensori-motor processes underlying the control of the amplitude and the direction of aimed movements is supported by numerous neurophysiological (Fu et al. 1993, 1995; Georgopoulos et al. 1983; Messier and Kalaska 2000) and behavioural studies (Fleury et al. 1994; Gordon et al. 1994; Rosenbaum 1980; Sainburg et al. 2003). For instance, some evidences have been reported that the online control of movement direction takes place during virtually the total duration of the movements, including the earliest part of the trajectory (Bard et al. 1990; Blouin et al. 1993b; Fu et al. 1993, 1995; Georgopoulos et al. 1983; Messier and Kalaska 2000) whereas the online control of the amplitude would be essentially performed towards the end of the movement (Fleury et al. 1994; Fu et al. 1995; Georgopoulos et al. 1983; Messier et Kalaska 2000; Sarlegna et al. 2003; van der Meulen et al. 1990). The early monitoring of movement direction could explain the better precision generally observed for the directional component of the movements than for their amplitude (Gordon et al. 1994; Soechting and Flanders 1989).

A question that is still open concerns the online visual control of the direction and of the amplitude of the reaching movements, and more specifically, whether there is a trade-off between the visual control of these movement parameters. When subjects intend to reach for a target with their hand, they usually gaze at the target long before reaching it (Saunders and Knill 2003; Vercher et al. 1994). As a result, when vision of the moving limb is available, the hand is generally seen in the lower peripheral visual field for a long portion of the trajectory. The peripheral visual system, which is highly sensitive to movement cues (Bonnet 1975), has been shown to be efficient in controlling the direction of the movements (Bard et al. 1985, 1990; Blouin et al. 1993a, b; Paillard 1996; Proteau et al. 2000; Sarlegna et al. 2004). On the other hand, the early foveation of the target implies that the hand appears in central vision only late in the movement, that is when movement amplitude would be essentially controlled. Bard et al. (1990) showed that the central region of the retina, which is sensitive to position cues (Bonnet and Renard 1977), could provide valuable feedback to control movement amplitude.

Therefore, these studies suggest that the direction and the amplitude components of the movements are controlled independently and on different (at least partly) portions of the trajectory. According to this framework, there should be no interference between the online control of movement direction and movement amplitude. However, the suggestion that the control of the amplitude of rapid movements could interfere with the control of its direction has been made by Blouin and colleagues (1995b). The authors brought this suggestion after

having observed that, when a shift in target position occurred near movement onset, (a) the subjects were able to modify the direction of their rapid reaching movements (movement duration of about 200 ms) when they did not have to control the amplitude of their movements (Blouin et al. 1995a) and (b) movement direction remained unchanged when the subjects had to control the amplitude of their movements (Blouin et al. 1995b). Blouin et al. (1995b) speculated that when both movement amplitude and direction have to be controlled, the online control of movement amplitude is emphasized, leaving the direction of the movements uncorrected when a shift of target position occurs. Their speculation was based on the fact that the direction of rapid arm movements needs to be specified before movement onset (Marteniuk 1978; Paulignan et al. 1991) and that the amount of time taken to trigger movement onset is shorter than the time required to completely specify response amplitude (Ghez et al. 1989).

The goal of the present study was to study the online control of the direction and the amplitude of rapid reaching movements on the basis of hand visual feedback. This issue has been addressed in the past by using different tasks that allowed to experimentally control the directional and/or amplitude requirements of the reaching movements (e.g. Bard et al. 1990; Blouin et al. 1993b). In Blouin et al.'s (1993b) study, vision of the moving limb allowed greater directional accuracy with respect to the no-vision conditions, irrespective of the presence or the absence of the requirement to control movement amplitude. However, the fact that the different experimental conditions were ran in block conditions in Blouin et al.' (1993b) study may have led subjects to refine their movement planning based on errors observed in previous trials (feedforward or offline control). Therefore, the increase accuracy observed in this study when vision of the limb was available could stem from feedforward rather than from feedback processes. On the other hand, the visual control of movement amplitude was not influenced by the requirement to control movement direction since errors in amplitude did not vary across experimental conditions.

Considering the above-mentioned studies, it appears that there is no clear consensus on the online visual control of the direction and the amplitude of reaching movements, especially when movements have both directional and amplitude requirements. In the present study, to stress subjects' capacity for controlling these parameters, unpredictable changes in the seen hand position were triggered near movement onset such that movement direction, movement amplitude or both movement amplitude and direction had to be modified during the movements. The modifications in the seen hand position were not consciously perceived by the subjects as they occurred during their saccadic eye movements made towards the goal

target (saccadic suppression phenomenon, Bridgeman et al. 1994). Moreover, the putative influence of offline strategies could be discarded by using a random introduction of the perturbation.

Methods

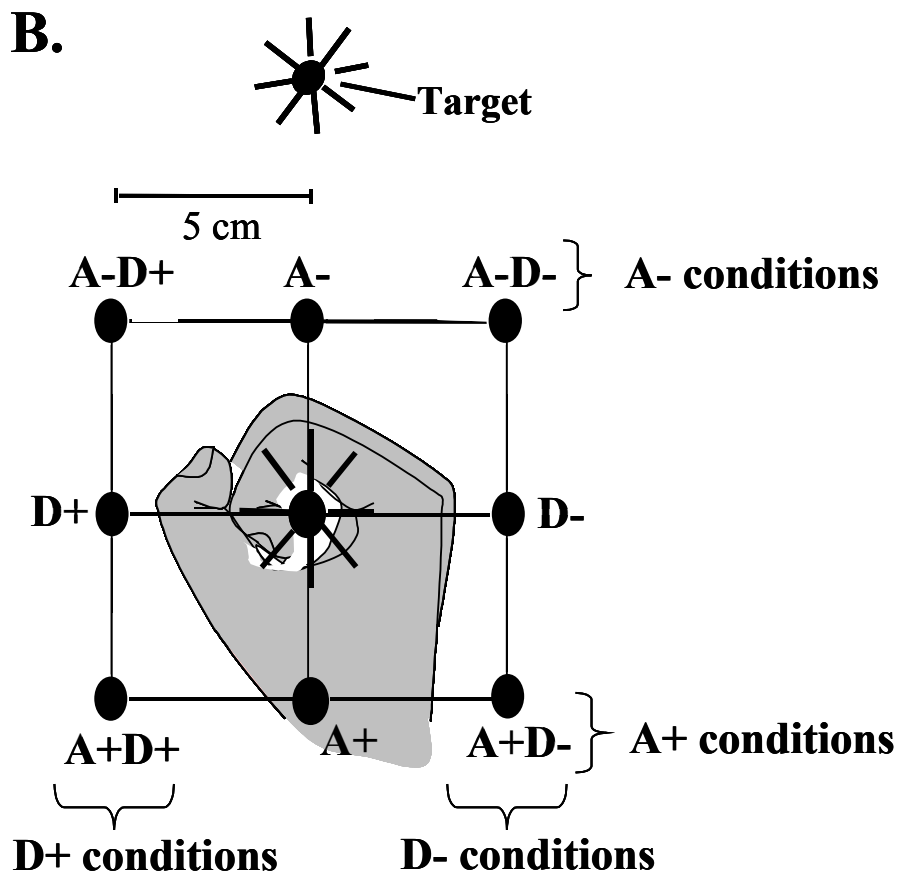
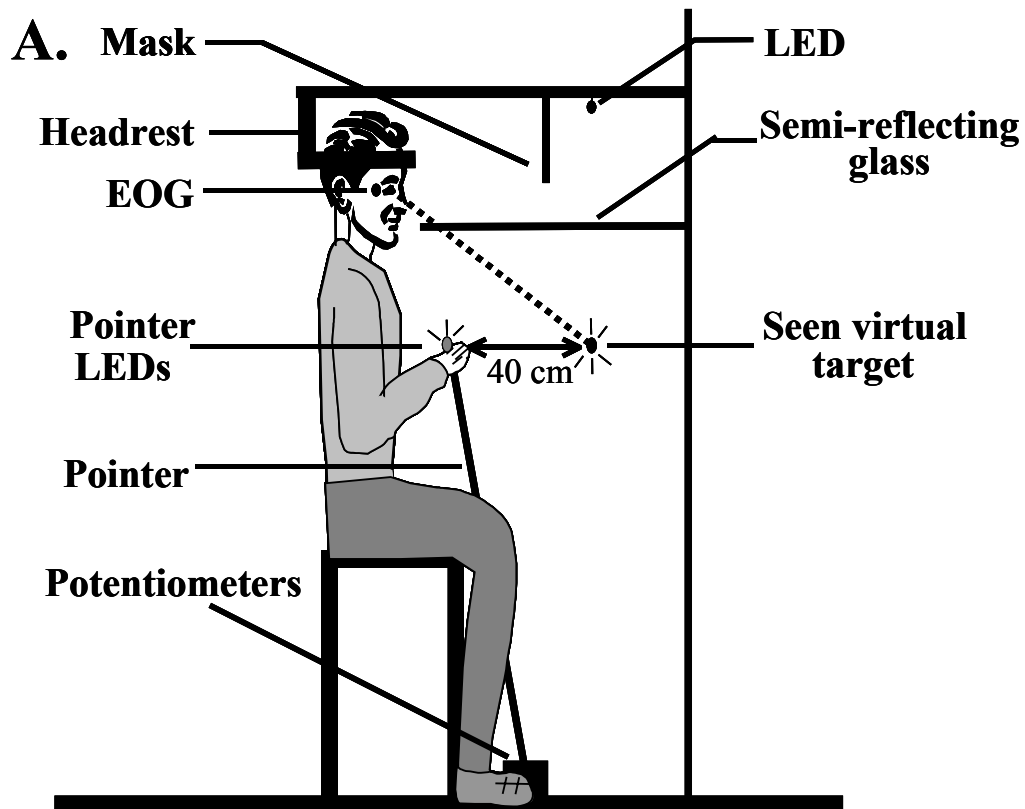
Subjects

Prior approval for the present study was given by the local Ethics Committee. Eight self-declared right-handed participants (males with ages ranging between 20 and 33, mean=25 years) signed an informed consent before running the experiment. They all had normal vision and reported no known neurological impairment.

Experimental set-up

A schematic representation of the apparatus used in the present experiment is shown in fig. 1A. Subjects were seated in complete darkness. A U-shaped head-rest was used to prevent head movements. Two light-emitting diodes (LEDs, 3 mm in diameter) were fixed above a horizontal semi-reflecting glass, which was positioned at chin level. A panel prevented direct vision of the LEDs. Subjects could only see their virtual images appearing beneath the glass. The virtual image of a green LED located at 24  to the left (-24 ) was used as fixation-point. The virtual image of an orange LED positioned straight-ahead (0 ) was used as the target. It was located 40 cm away from the hand starting position, which was standardised by requiring subjects to position the pointer in a notch in a metal bar (see Fig. 1A).

Subjects were asked to reach with their right hand for the target while holding a pointer. The pointer consisted of a light steel rod. Visual feedback about hand position was provided using orange LEDs mounted on a light 12 x 12 cm board fixed on the upper end of the pointer. The board contained 100 LEDs but only nine of them were used in the present study. The spatial distribution of these LEDs is represented in Fig. 1B. One LED was aligned with the rod. It provided veridical information about hand position. The other LEDs formed a square around that LED and could therefore provide erroneous visual feedback about hand position in the frontal (direction) and/or sagittal (distance) plane. Two potentiometers perpendicularly fixed at the rod base were used to measure movements of the pointer in the lateral (x coordinate) and antero-posterior (y coordinate) planes. Signals from the potentiometers were sampled at 500 Hz with an analog/digital card. Horizontal eye movements were monitored at 500 Hz by mean of DC electro-oculography with conventional bio-isolated amplifiers (Lablinc V  marketed by Coulbourn ).



Procedure - Experimental conditions

The trials started with the illumination of both the fixation LED and the central pointer LED. Subjects were instructed to look at the fixation-point. 1.5 s later, the fixation-point was switched off and the visual target was switched on. Subjects had to look at the target (they spontaneously produced a saccadic eye movement) and reach it with the hand. Since subjects were asked to stop their hand on the virtual target, they had to control both the direction and the amplitude of their movements. Subjects had to maintain final hand position until the end of the trial, when all LEDs were switched off (3 s after trial onset).

In some trials, when peak velocity of the saccade was reached (i.e. during the saccadic suppression phenomenon), the central pointer LED was switched off whereas one of the other LEDs surrounding it was lit. In the other trials, the central pointer LED remained on throughout the movement. Figure 1B shows which LED was lit in the various experimental conditions. Different changes in the hand trajectories were expected for each modification of hand visual feedback. For instance, in D+ and D- conditions, if visual information is used to control the arm movement online, hand trajectory should be respectively deviated to the right and to the left, compared to CC condition (5 cm corresponded to 6  at target level). In A+ and A- conditions, subjects should increase and decrease movement amplitude by 5 cm, respectively. The other conditions should result in different combinations of direction/amplitude modifications of the movements (see Fig. 1B).

Subjects were asked to synchronise the best they could eye and arm movement onsets. Trials with delays greater than 130 ms between arm and eye movements' onsets were repeated. This procedure ensured that the shifts in the pointer LED occurred near reaching movement onsets. Therefore, any hand trajectory modifications that would follow a change in the seen hand position would be the result of visually-based online movement control. No instruction was given about reaction time but subjects were asked to produce rapid arm movements, i.e. in about 300 ms. Practice trials (N=7) allowed subjects to comply with these instructions. Eight repetitions were performed in each of the 8 experimental conditions involving a shift in seen hand position. The order of presentation of these conditions was pseudo-randomly selected with the restriction that trials involving a shift in seen hand position were always separated by a trial without shifts. This minimised the influence of offline adaptive processes that would be based on trials with a shift in seen hand position. Because the control condition may also have been influenced by such adaptive control of the visuo-manual relationship, data in control condition were analysed only when the previous trial was

a trial without a shift in seen hand position. Eight trials met this criterion. They were used to analyse subjects' performance in the CC condition.

Hand movement parameters

Signals from the potentiometers were filtered with a low-pass Butterworth filter (7 order, 10 Hz cut-off frequency) prior to calculation. The main measured parameters were movement amplitude and hand direction. Movement amplitude was defined as the 2D distance at a given time between hand starting position and actual hand position. Hand direction was defined as the direction of the hand with respect to the cyclopean eye (straight-ahead being 0 ). The results showed that the reaching movements consisted in a primary sub-movement and a secondary sub-movement. The amplitude and the direction of the movements were analysed at the end of both the first sub-movement, i.e. when the velocity of movement amplitude dropped under 5 cm/s and the secondary sub-movement, i.e. when the absolute hand velocity dropped under 5 cm/s and stayed below this value until the end of the trial. Hereafter, "secondary phase" will refer to this secondary sub-movement. By convention, negative and positive values were given to hand direction when the hand was to the left and to the right of the target, respectively.

A detailed kinematics analysis was conducted and movement direction and amplitude were measured at different landmarks of the trajectory (such as peak velocity and peak deceleration). Unless specified, the data were analysed using a 3 x 3 [Amplitude (A+, A , A-) x Direction (D+, D , D-)] analyses of variances (ANOVA) with repeated measures. Significant effects were further analysed using post-hoc tests (Tukey tests, $p < 0.05$).

Results

The mean spatial paths obtained in each experimental condition for one subject are shown in fig. 2. We can see that the subject brought the actual hand very close to the target in all conditions before producing major corrections on the basis of hand visual feedback. Subjects never reported conscious perception of pointer LED shifts. However, when asked for general comments at the end of their session, some subjects reported that they felt some differences in terminal arm postures that led them to suspect that several targets were used, although the instruction stated that the experiment involved only one target.

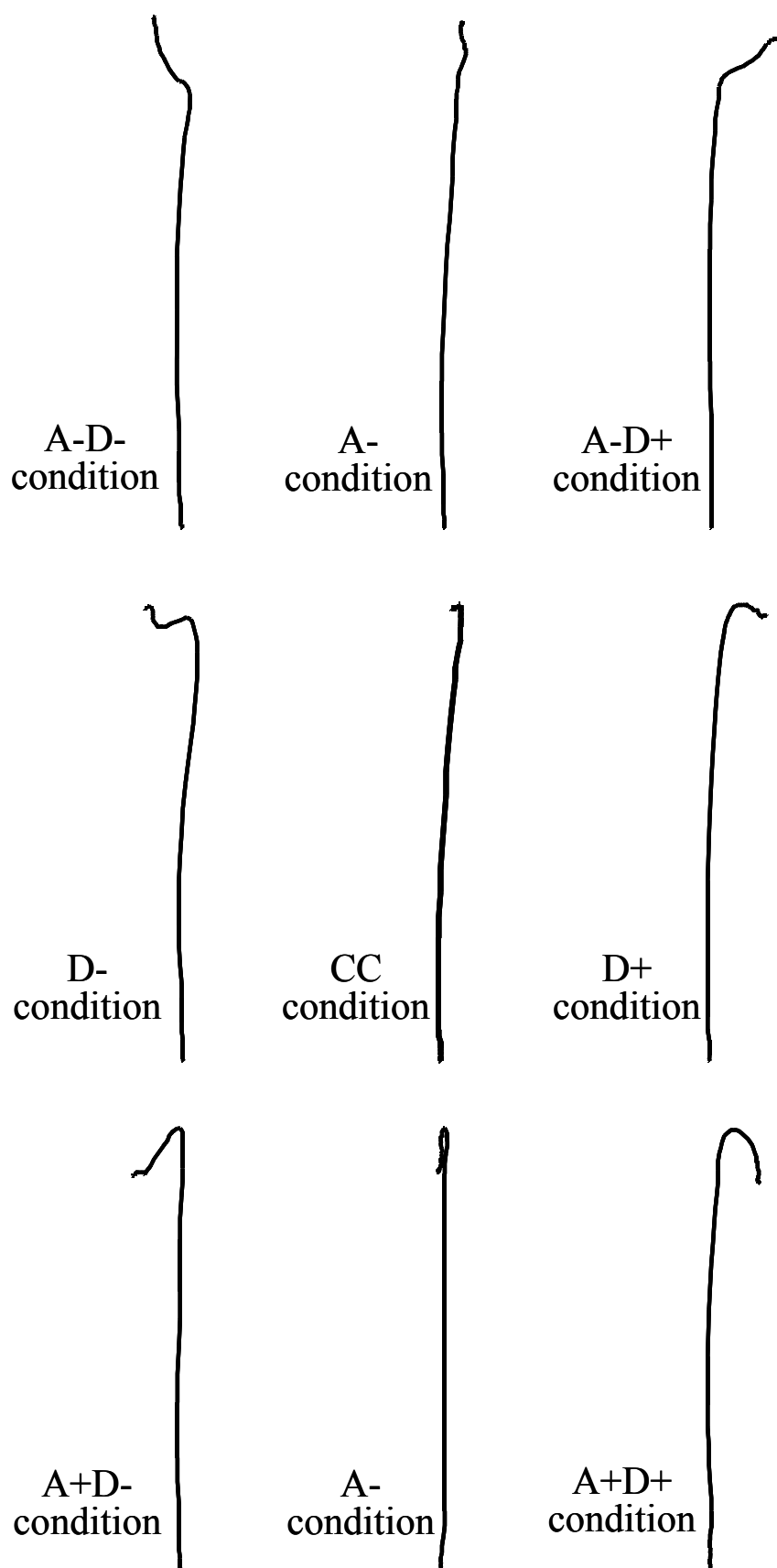


Fig. 2 Top-view of mean spatial paths obtained in each experimental condition for one subject.

Timing of the shift in pointer LED position with respect to arm movement onset

On average, shifts in pointer LED position occurred 52 ms before arm movement initiation. This latency did not vary significantly across the experimental conditions ($F(7, 49)=1.0$; $P=0.46$). Because this duration is definitely too short to plan a new movement, any modification of movement kinematics likely to occur following a change in the lit pointer LED would indisputably be the result of online control of the reaching movements.

Primary sub-movement

Hand direction at the end of the primary sub- movement

Only small, although significant, changes in movement direction resulted from the directional shift in the seen hand position (Fig. 3, $F(2, 14)=23.3$; $P<0.001$). Hand directions under conditions with leftwards ("D+ conditions"; global mean= 2.1°) or rightwards ("D- conditions"; global mean= -0.2°) shifts of pointer LED, or without such displacements (D  conditions; global mean= 1.0°) all significantly differed. The ANOVA did not reveal a significant effect of the Amplitude factor on hand direction ($F(2, 14)=0.9$, $P=0.92$). A significant Amplitude x Direction interaction on hand direction was also found ($F(4, 28)=2.9$, $P<0.05$). However the post-hoc test did not reveal any clear interaction that could be described in an intelligible way (the comparisons are reported in Table 1).

We verified whether the extent of movement deviations (i.e. differences of hand direction between the CC control condition and any other experimental condition) were similar when the pointer LED shifted to the left and when it shifted to the right. For each subject, we averaged movement deviations obtained in conditions having a similar directional shift ("D+" and "D-" conditions). A t-test performed on the absolute values of movement deviations did not reveal a significant difference between conditions with rightward and leftward pointer LED shifts ($t=1.7$; $P=0.14$). On average, primary sub-movements deviated by 1.0° with respect to the CC condition, a value corresponding to only 16% of the 6° shift in the seen hand position.

Hand direction' variability (standard deviation of each subject's hand direction mean) was significantly lower in conditions without directional shift of the pointer LED (global mean= 1.5°) than in conditions with a shift (global mean= 2.0°) ($F(2, 14)=8.1$; $P<0.01$). This increase of variability likely suggests that subjects were still in the process of correcting their movement direction at the offset of the primary sub-movements. There was no significant Amplitude ($F(2, 14)=1.3$; $P=0.29$) or interaction effect ($F(4, 28)=0.3$; $P=0.87$).

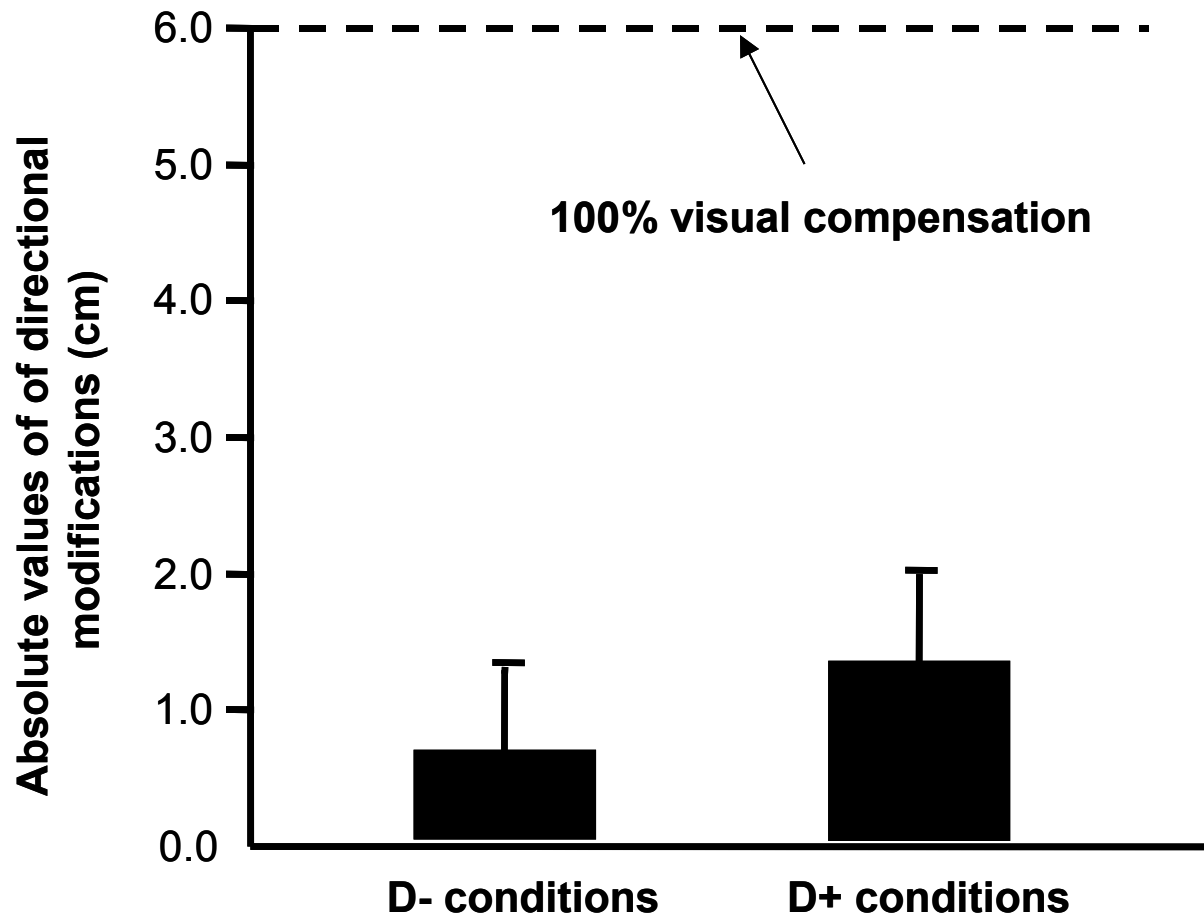


Fig. 3 Hand deviations compared to CC condition (control condition without shift in pointer LED position) at the end of the primary sub-movement. D+ conditions indicate that movement trajectory had to be adjusted rightwards to bring the pointer LED on the target. Vertical bars represent within-subjects' variability. The dashed line indicates the magnitude of the visual perturbation.

Table 1 Results of the interaction

	A+D-	A+	A+D+	D-	CC	D+	A-D-	A-	A-D+
A+D-		0.90	0.04	1.00	1.00	0.01	0.26	0.88	0.00
A+	0.90		0.49	0.78	1.00	0.19	0.01	1.00	0.01
A+D+	0.04	0.49		0.02	0.20	1.00	0.00	0.52	0.67
D-	1.00	0.78	0.02		0.98	0.00	0.39	0.75	0.00
CC	1.00	1.00	0.20	0.98		0.06	0.05	1.00	0.00
D+	0.01	0.19	1.00	0.00	0.06		0.00	0.21	0.95
A-D-	0.26	0.01	0.00	0.39	0.05	0.00		0.01	0.00
A-	0.88	1.00	0.52	0.75	1.00	0.21	0.01		0.01
A-D+	0.00	0.01	0.67	0.00	0.00	0.95	0.00	0.01	

Movement amplitude at the end of the primary sub-movement

Small changes in movement amplitude were also observed following shifts in the seen hand position ($F(2, 14)=14.7$; $P<0.001$). As shown in fig. 4, movements performed in conditions

that did not require an amplitude modification were 0.7 cm longer ($P<0.05$) than those unfolding in conditions that required a reduction in movement amplitude (global mean=39.3 cm) but were similar with respect to those from the conditions that required an increase of amplitude (global mean=40.2 cm). Therefore, in A- conditions, only 14% of the shift in the seen hand position was compensated for at the end of the primary sub-movement. A significant effect of Direction was also revealed on movement amplitude ($F(2, 14)=6.0$; $P<0.05$). Post hoc analysis showed that movement amplitude in D  conditions (global mean=39.5 cm) was greater than in D- conditions (global mean=40.1 cm). A significant interaction ($F(4, 28)=1.2$; $P=0.32$) was found but, again, no clear effect could be revealed (see Table 2 for the different comparisons).

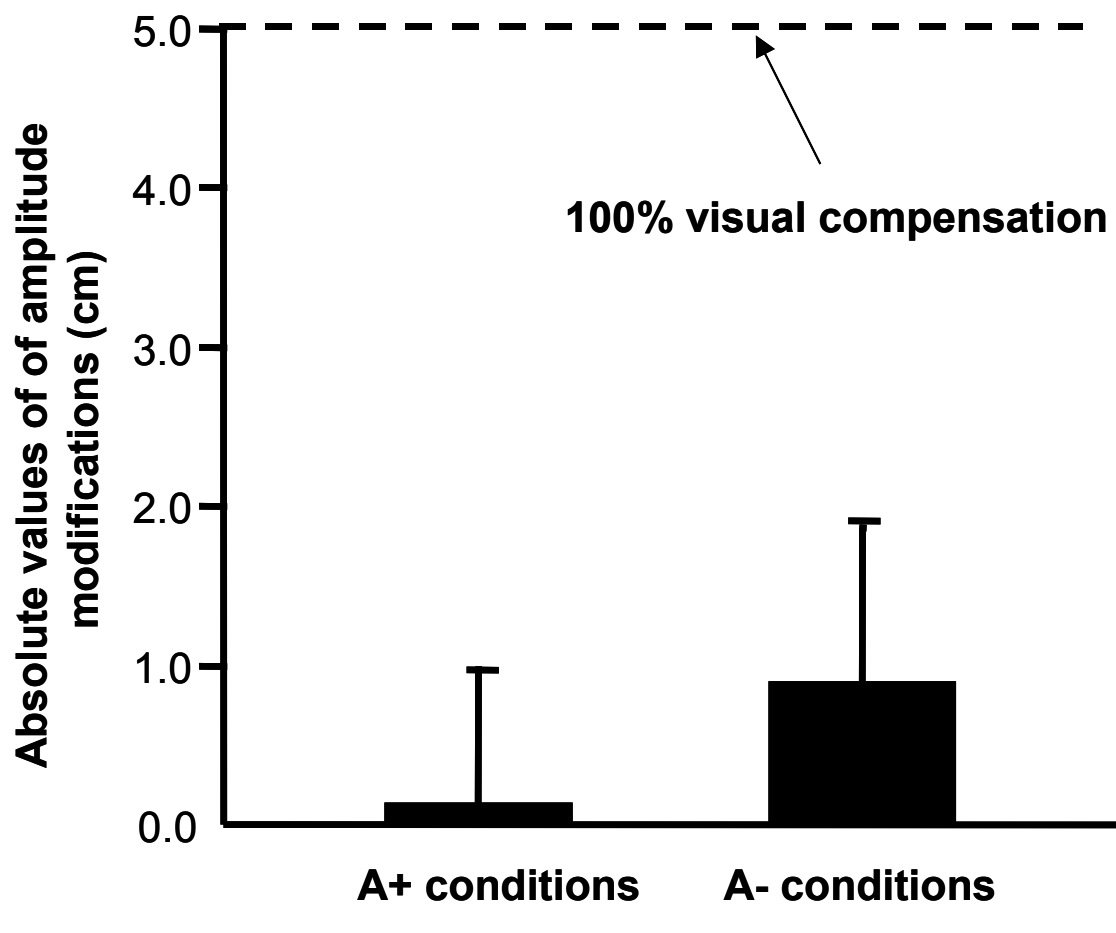


Fig. 4 Modifications of movement amplitude (compared to CC condition) at the end of the primary sub-movement. A+ conditions indicate that movement amplitude had to be increased to bring the pointer LED on the target. Vertical bars represent within-subjects' variability. The dashed line indicates the magnitude of the visual perturbation.

Table 2 Results of the interaction

	A+D-	A+	A+D+	D-	CC	D+	A-D-	A-	A-D+
A+D-		0.00	1.00	0.98	0.89	0.61	0.52	0.52	0.98
A+	0.00		0.01	0.00	0.09	0.24	0.00	0.00	0.00
A+D+	1.00	0.01		0.77	1.00	0.92	0.21	0.21	0.78
D-	0.98	0.00	0.77		0.31	0.12	0.98	0.98	1.00
CC	0.89	0.09	1.00	0.31		1.00	0.04	0.04	0.32
D+	0.61	0.24	0.92	0.12	1.00		0.01	0.01	0.12
A-D-	0.52	0.00	0.21	0.98	0.04	0.01		1.00	0.98
A-	0.52	0.00	0.21	0.98	0.04	0.01	1.00		0.98
A-D+	0.98	0.00	0.78	1.00	0.32	0.12	0.98	0.98	

The ANOVA performed on the within-subject variability of movement amplitude at the end of the primary sub-movement revealed a significant effect of the Amplitude factor ($F(2, 14)=4.7$; $P<0.05$), movement amplitude being less variable in A- conditions (global mean=1.5 cm) than in A+ conditions (global mean=2.0 cm). The effect of the Direction factor was not significant ($F(2, 14)=0.8$; $P=0.45$) but the interaction was significant ($F(4, 28)=4.2$; $P<0.01$). However, again, no clear effect could be observed.

Movement duration and kinematics

Duration of the primary sub-movement was significantly shorter when movement amplitude had to be decreased (global mean=309 ms) than when an increase or no modifications of movement amplitude were required (global mean=346 ms) ($F(2, 14)=13.6$; $P<0.001$). Movement duration was also modified when the shift in the pointer LED required a change of direction ($F(2, 14)=14.8$; $P<0.001$). It was shorter when a rightward or a leftward deviation was needed (D+ and D- conditions; global mean=326 ms) than when no modification of hand direction was required (D  conditions; global mean=348 ms). There was no significant Amplitude x Direction interaction effect ($F(4, 28)=2.3$; $P>0.05$).

Analyses of movement direction and amplitude at different movement kinematics landmarks showed no modifications until peak deceleration was reached, indicating that movement amplitude and direction started to be modified online in the very late stages of the deceleration phase (see Table 3). The time elapsed between peak deceleration and the end of the primary sub-movement was significantly shorter in A- conditions (global mean=118 ms) than in A+ conditions (global mean=164 ms) ($F(2, 14)=11.9$; $P<0.001$). This duration was also shorter in D- conditions (global mean=125 ms) than in D  and D+ conditions (global mean=150 ms) ($F(2, 14)=15.0$; $P<0.001$). There was no significant interaction ($F(4, 28)=2.0$; $P=0.12$).

Table 3 Mean values and summary of 3 x 3 ANOVAs concerning different kinematics landmarks

Time to peak velocity	128 ms	No effect of any experimental factor
Velocity peak	278 cm/s	No effect of any experimental factor
Movement amplitude at velocity peak	17.6 cm	No effect of any experimental factor
Hand direction at velocity peak	-0.7�	No effect of any experimental factor
Time to peak deceleration	192 ms	No effect of any experimental factor
Deceleration peak	-2823 cm/s/s	No effect of any experimental factor
Movement amplitude at deceleration peak	32.6 cm	No effect of any experimental factor
Hand direction at deceleration peak	0.6�	No effect of any experimental factor

Secondary phase

Hand direction at the end of the secondary phase is mainly visually determined

Hand direction at the end of the secondary phase was significantly different in D-, D  and D+ conditions (global means=-4.3 , 0.7  and 6.4 , respectively) ($F(2, 14)=193.4$; $P<0.001$). There was also a significant effect of the Amplitude factor ($F(2, 14)=28.7$; $P<0.001$), hand direction in A+ conditions (global mean=1.5 ) being greater than in A  conditions (global mean=1.0 ), which in turn was greater than that in A- conditions (global mean=0.2 ). A significant Amplitude x Direction interaction was also revealed by the ANOVA ($F(2, 14)=3.5$, $P<0.05$). However the decomposition of the interaction did not reveal any overall comprehensible effect.

A t-test performed on the absolute values of movement deviations in all experimental conditions involving a leftward or a rightward deviation did not reveal a significant Side effect ($t=0.6$; $P=0.56$). Therefore the side of the visual perturbation did not influence the magnitude of final hand deviations. On average, subjects modified hand direction by 5.3  when a shift in the seen hand direction occurred, a value corresponding to 88% of the 6  visual perturbation.

Movement amplitude at the end of the secondary phase is mainly visually determined

The ANOVA performed on movement amplitude at the end of the secondary phase revealed a significant main effect of the Amplitude factor ($F(2, 14)=62.4$; $P<0.001$). Movement amplitude in A+, A  and A- conditions all significantly differed (global means = 43.7 cm, 40.0 cm and 35.6 cm, respectively). There were no significant Direction ($F(2, 14)=3.7$; $P=0.06$) or interaction ($F(4, 28)=1.9$; $P=0.13$) effects. Subjects modified the amplitude of their movements to a similar extent when the pointer LED shifted forwards and backwards (A- and A+ conditions, respectively, $t=2.3$; $P=0.053$). Modification of movement amplitude was, on average, 4.0 cm. This suggests that participants took into account 81% of the 5-cm shifts in the seen hand position. A t-test did not reveal a significant difference between the percentages

of adjustment of movement amplitude and of hand direction at the end of the secondary phase ($t=1.3$; $P=0.23$; global mean=85%).

Discussion

The main finding of the present experiment was that visual information of hand position could not be processed efficiently to control online the direction and the amplitude of the reaching movement. Indeed, the subjects virtually reached the target with their hand irrespectively of whether or not there was a change in their seen hand position. Only small and late modifications of both movement amplitude and direction were observed at the end of the primary sub-movement. The fact that visual information of the moving hand has no or only little effects on the amplitude of rapid reaching movements has already been observed (Blouin et al. 1993b; Sarlegna et al. 2003). More surprising is the fact that movement direction was hardly modified by the vision of the hand trajectory, result that highly contrasts with those obtained in a recent study (Sarlegna et al. 2004). In this previous study, the same apparatus as in the present experiment was used and similar unconscious changes in the seen hand direction (4.8° for the largest instead of 6° here) were performed during the saccadic eye movements. The main difference with the present study lied in the fact that subjects had only the direction of their movement to control as they were required to "pass through" the virtual target with their hand rather than stopping on it. The results showed early (in about 150 ms), large (45% compensation) and smooth deviations of hand trajectory following the changes in the seen hand position. Therefore, for rapid reaching movements, when the amplitude has to be controlled as accurately as possible, the amplitude control appears to limit the online control of movement direction.

Together, these results support the observations previously made by Blouin and collaborators (1995a, b) who investigated the control of rapid reaching movements after unperceived changes in target direction. Blouin et al. (1995a) observed significant corrections towards the displaced target when subjects had to control only the direction of the movements. However, when subjects had to control both movement direction and amplitude, the trajectory of the primary sub-movement remained unchanged (Blouin et al., 1995b). In a study also focusing on the online control of aiming movements in response to unperceived target displacements, Turrell et al. (1998) observed that without amplitude constraint, the directional control of aiming movements took place during the acceleration phase. However, when movement amplitude had to be controlled, the directional control appeared to be

delayed to the deceleration phase, indicating that the amplitude requirement acted as a constraint on the directional control. In the present study, no adjustments of movement trajectory could be observed at peak deceleration. However, small significant modifications of movement trajectory were observed at the end of the primary arm movement, suggesting that the online control could only start to affect the reaching movement during the very late stages of the deceleration phase. The results of the present study stress the importance to have a close look at the tasks' requirements when interpreting the results as to whether or not visual feedback is used to control online rapid arm movements.

The results revealed some significant interaction effects between amplitude and direction modifications on subjects' precision (both in terms of amplitude and direction). However, none of these interactions could be explained in a straightforward manner. Correction in movement amplitude and direction had no mutual influence. It is possible that the speed of the movements was too high and the breaking process too demanding to allow some interactions between these controlled parameters.

It seems rather tricky to pinpoint the reason why the presence of an amplitude constraint would limit the online control of movement direction. One possibility may lie in the apparent high complexity that requires changing the direction of a rapid movement that is aimed at stopping the hand on a target. Change of movement direction requires a complete reconfiguration of muscular coactivation (Georgopoulos 1986). Breaking the hand during rapid reaching movements is achieved using a triphasic pattern of activation of agonist and antagonist muscles, the antagonist burst being planned before movement onset (Cooke et al. 1985). Therefore, breaking the hand during a change of direction would involve both a change of muscular activation and a complex change in terms of agonist / antagonist muscular contributions. The high speed of the movement used in the present study presumably prevented subjects to perform such changes during the primary sub-movement.

During the secondary phase of the movement, subjects guided their hand by using essentially (85% on average) the visual information on hand position. This observation supports the concept of "visual capture" proposed by Hay et al. (1965), who reported that when both visual and proprioceptive information of hand position are simultaneously available, hand position is mainly visually determined. In the pioneer experiment of Hay et al. (1965), subjects could see (through a prism laterally displacing the visual field) their static right hand resting on a table. Results showed that participants consistently indicated that their felt hand was towards the location of the seen hand. In the present study, subjects could visually perceive at the end of the primary arm movement an error signal since the pointer

LED was not exactly on the visual target. Therefore, when movement velocity is reduced or null, the influence of higher-level (cognitive) processes may generate such a dominance of vision on proprioception to determine hand position. In contrast, during a movement, and if task's constraints allow it, hand position would be determined on the basis of both visual and proprioceptive information, with presumably equivalent weights (Sarlegna et al. 2004).

Acknowledgements

This work received financial support from the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS - Program ROBEA) and the Universit  de la M diterran e. We are especially grateful to Alain Donneaud for technical assistance when building the experimental set-up and to Frank Buloup, Thelma Coyle and Marcel Kaszap for programming expertise.

References

- Bard C, Hay L, Fleury M (1985) Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Can J Psychol* 39:151-161
- Bard C, Paillard J, Fleury M, Hay L, Larue J (1990) Positional versus directional control loops in visuomotor pointing. *Cahiers de Psychologie Cognitive* 10:145-156
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Fleury M (1993a) On-line versus off-line control of rapid aiming movements. *J Mot Behav* 25:275-279
- Blouin J, Bridgeman B, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995a) Visual stability with goal-directed eye and arm movements toward a target displaced during saccadic suppression. *Psychol Res* 58:169-176
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1993c) Directional control of rapid arm movements : the role of the kinetic visual feedback system. *Can J Exp Psychol* 47:678-696
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995b) Control of rapid arm movements when target position is altered during saccadic suppression. *J Motor Behav* 27:114-122
- Bonnet C (1975) A tentative model for visual motion detection. *Psychologia* 18:35-50
- Bonnet C, Renard C (1977) La d t ction du mouvement visuel en vision centrale et en vision p riph rique. *Ann Psychol* 77:113-121
- Cooke JD, Brown S, Forget R, Lamarre Y (1985) Initial agonist burst duration changes with movement amplitude in a deafferented patient. *Exp Brain Res* 60:184-7
- Fleury M, Bard C, Audiffren M, Teasdale N, Blouin J (1994) The attentional cost of amplitude and directional requirements when pointing to targets. *Q J Exp Psychol* 47:481-495
- Fu QG, Flament D, Coltz JD, Ebner TJ (1995) Temporal encoding of movement kinematics in the discharge of primate primary motor and premotor neurons. *J Neurophysiol* 73:836-854
- Fu QG, Suarez JI, Ebner TJ (1993) Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol* 70:2097-2116
- Georgopoulos AP, DeLong MR, Crutcher MD (1983) Relations between parameters of step-tracking movements and single cell discharge in the globus pallidus and subthalamic nucleus of the behaving monkey. *J Neurosci* 3:1586-1598
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE (1986) Neuronal population coding of movement direction. *Science* 233:1416-1419
- Ghez C, C, Hening W, Favilla M (1989) Gradual specification of response amplitude in human tracking performance. *Brain Behav Evol* 33:69-74
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C (1994) Accuracy of planar reaching movements: 1. Independence of direction and extent variability. *Exp. Brain Res* 99:97-111
- Hay JC, Pick HL Jr, Ikeda K (1965) Visual capture produced by prism spectacles. *Psychon Sci* 2:215-216
- Marteniuk RG (1978) The role of eye and head positions in slow movement execution. In: Stelmach GE (ed) *Information processing in motor control and learning* ((pp267-288). Academic Press, New York.

- Messier J, Kalaska JF (2000) Covariation of primate dorsal premotor cell activity with direction and amplitude during a memorized-delay reaching task. *J Neurophysiol* 84:152-165
- Paillard J (1996) Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Can.J.Physiol.Pharmacol* 74:401-417
- Paulignan Y, MacKenzie C, Marteniuk R, Jeannerod M (1991) Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. *Exp Brain Res* 83:502-12
- Proteau L, Boivin K, Linossier S, Abahnini K (2000) Exploring the limits of peripheral vision for the control of movement. *J Mot Behav* 32:277-286
- Rosenbaum DA (1980) Human movement initiation: specification of arm, direction, and extent. *J Exp Psychol General* 109:444-474
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB (2003) Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol* 89:401-415
- Sarlegna F, Blouin J., Bresciani J-P, Bourdin C, Vercher J-L, Gauthier G. M. (2003) Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Exp Brain Res* 151, 524-535
- Sarlegna, F., Blouin, J., Vercher, J.-L., Bresciani, J.-P., Bourdin, C. & Gauthier, G. M. (2004). Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res* 157, 468-471
- Saunders JA, Knill DC (2003) Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 152:341-352
- Soechting JF, Flanders M (1989) Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *J Neurophysiol* 62:582-594
- Turrell Y, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Martin O (1998) Corrective loops involved in fast aiming movements: effect of task and environment. *Exp Brain Res* 120:41-51
- van der Meulen JHP, Gooskens RHJM, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM, Wilhelm K (1990) Mechanisms underlying accuracy in fast goal-directed arm movements in man. *J Mot Behav* 22:67-84
- Vercher J-L, Magenes G, Prablanc C, Gauthier GM (1994) Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets: spatial and temporal analysis. *Exp Brain Res* 99:507-523

Rappel concernant l' tude 3

L' tude 3 a permis de montrer que le contr le visuel  tait sp cifique aux param tres d'amplitude et de direction du mouvement. Bien que nous n'ayons pas observ  d'interaction entre les modifications   r aliser de l'un ou l'autre de ces param tres, le contr le de l'amplitude (que l'on peut alors l gitimement d finir comme une contrainte) a sembl  limiter le contr le directionnel du mouvement. A ce stade, nos  tudes 1, 2 et 3, ont donc permis de d montrer les r les essentiels des informations proprioceptives et visuelles (relatives   la position de la main et de la cible) ainsi que d'identifier une contrainte dans le contr le du mouvement (le param tre d'amplitude). Afin d' tudier le caract re indispensable des boucles de r troaction dans le contr le du mouvement, nous avons eu recours   la m thode d'isolation qui, comme nous l'avons vu dans le contexte th orique de ce travail, consiste   supprimer une source d'information pour analyser son r le. Alors que supprimer les informations visuelles est une m thode exp rimentalement facile   mettre en  uvre, supprimer les aff rences proprioceptives de mani re non invasive est largement plus d licat. Parce que les effets de la m thode de vibration nous sont apparus difficiles   contr ler, nous avons pr f r  travailler avec une patiente proprioceptivement d saff rent e. L'opportunit  de travailler avec un tel individu, dont le cas neurologique est extr mement rare, nous a permis d'analyser le comportement d'un  tre humain en l'absence totale de r troactions p riph riques sensorielles pendant la r alisation de mouvements de bras. Nous avons demand    cette patiente de s'engager dans une t che o  seule la direction du mouvement  tait   contr ler, cette situation ayant  t  identifi e comme la moins contraignante en terme de contr le moteur.

**Internally-driven online control of reaching movements:
a study on a deafferented subject**

Fabrice Sarlegna, Jean Blouin, Christophe Bourdin,
Jean-Louis Vercher and Gabriel M. Gauthier

Corresponding author: J. Blouin

UMR Mouvement & Perception

CNRS et Universit  de la M diterran e

163 Avenue de Luminy

13288 Marseille Cedex 9

France

e-mail: blouin@laps.univ-mrs.fr

Tel: 33-4-91-17-22-77; Fax: 33-4-91-17-22-52

Abstract

The goal of this study was to investigate the online control of reaching movements in the absence of peripheral sensory information on hand and target positions. This was done by asking a proprioceptively deafferented subject (GL) and six age-matched (56-year old) healthy subjects to reach with the hand for targets in darkness. No visual feedback of the hand was available during the movement. In some trials (i.e. double-step trials), the central visual target was displaced 15 cm leftwards or rightwards at movement initiation. The displaced target could be continuously lit or flashed for 50 ms. In another condition, only a beep from one of two loudspeakers located on either side of the head signalled the subjects to change their hand trajectory in order to reach for the remembered lateral target on the corresponding side. Therefore, in this latter condition, subjects could only rely on an internal representation of the target position to adjust their movements. In this condition, movements of the deafferented patient had to be controlled without any target and hand feedback. Results showed that GL was able to modify movement trajectory in all double-step conditions, regardless of the presence or absence of target visual feedback. On average in double-step conditions, GL and control subjects corrected for 80% and 74% of the target displacement, respectively. Latencies of first adjustments of trajectory were similar for GL and controls (516 ms on average). A group of healthy young adults exhibited essentially the same results but adjusted movement trajectory after 339 ms on average. The main difference between GL and healthy subjects was the shape of movement trajectories in double-step trials. The patient produced a three-segment stair-like trajectory, the first and third being both in the sagittal plane and the second being in a parallel plane as the target displacement plane (frontal) and of similar extent (i.e. 13.8 cm) as the target shift. Healthy subjects' trajectories were composed of two segments, the second of which bringing the hand directly towards the displaced target. Together, the present results highlight the remarkable capacity to control reaching movements online on the sole basis of internally-driven feedforward processes. The trajectories exhibited by GL could reflect a deficit in interjoint coordination or a strategy used to bring the hand towards the displaced target despite the absence of hand position information. This latter suggestion could cast doubt on the ability to determine hand position during movement execution through efferent copy mechanisms.

Keywords: reaching movement; proprioception; double-step; deafferentation; internal representation

Introduction

Reaching for a target with the hand is the behavioural outcome of a series of sensori-motor processes by which an input (the target location) is transformed into arm motor commands. Once the movement is triggered, the central nervous system controls the movement until the hand reaches the target. It is generally agreed that both vision (e.g. Blouin *et al.*, 1993b; Elliott and Allard, 1985; Saunders and Knill 2003; Zelaznik *et al.*, 1983) and proprioception (Blouin *et al.*, 1993a; Day and Marsden, 1982; Gandevia and Burke, 1992; Ghez *et al.*, 1995) provide static and dynamic information about hand position to accurately reach the target. According to recent studies, visual and proprioceptive information are combined both before (Rossetti *et al.*, 1995) and during (Sarlegna *et al.*, in press) the reaching movements.

The online control of goal-directed arm movements relies also on visual information related to target position. Indeed movements are usually more accurate when the target is visible throughout the movement than when it is occluded during the movement (Prablanc *et al.*, 1986). Online guidance of reaching movements on the basis of vision of the target has also been evidenced by using the double-step paradigm. This paradigm consists in displacing the goal-target during the ongoing reaching movement. Several studies have shown that following such a target displacement, subjects can modify movement trajectory in flight to reach the displaced target (Blouin *et al.*, 1995; Day and Lyon, 2000; Johnson *et al.*, 2002; Pisella *et al.*, 2000; Prablanc and Martin, 1992; Sarlegna *et al.*, 2003).

The online control of reaching movements appears therefore to be intimately linked to interoceptive (e.g. arm proprioception) and exteroceptive (e.g. vision of hand and target) sensory information. An intriguing question then arises as to how would be controlled reaching movements in the absence of arm and target positions signals, i.e. without the sensori-motor transformations normally involved in movement control? In other words, is it possible to control in-flight arm movements on the sole basis of internally-driven mechanisms, when the result of these mechanisms remains completely unknown to the individual producing the motor behaviour? To address this issue, we tested the capacity of a rare proprioceptively deafferented subject (patient GL) to control unseen reaching movements directed towards remembered targets.

The dependence of deafferented subjects on visual feedback of limb position to control arm movements is well documented (e.g. Blouin *et al.*, 1993a; Ghez *et al.*, 1995; Rothwell *et al.*, 1982). Nevertheless, given that the initial position of their body segments can be visually defined before movement onset, deafferented subjects can produce, without visual information of the moving limb, reaching movements whose direction and amplitude are

related to target position (Blouin *et al.*, 1996; Ghez *et al.*, 1995; Nougier *et al.*, 1996; Paillard, 1999). Moreover, a study by Bard *et al.* (1999) showed that GL was able to change the trajectory of unseen reaching movements when the visual target was displaced near movement onset (the authors reported that the deafferented subject corrected her movement trajectories in 60% of the trials). Therefore, these studies suggest that movements can be controlled in-flight despite the absence of vision and proprioception of the arm. In this case however, visual feedback of target position may be particularly important. Recently, Messier and colleagues (2003) have examined the accuracy of arm movements performed by a deafferented subject and healthy subjects. The subjects had to reach without vision of the limb for targets 1 s after their visual occlusion. Despite the absence of feedback on hand and target positions, the deafferented subject was as accurate as the healthy subjects when the movements were performed in approximately 1 s. However, seeing the target prior to its occlusion gave the deafferented subject the opportunity to determine motor commands on the basis of target visual feedback. Therefore the results of this study do not allow a prediction of how a deafferented subject would produce motor action without a visually-defined target position.

The experimental protocol used in the present study was designed to investigate the online control of reaching movements without peripheral sensory information on hand and target positions, i.e. on the sole basis of internal representations of hand and target positions that cannot be refreshed by sensory feedback. This was done by comparing the accuracy with which GL and control healthy subjects modified ongoing reaching movements in order to reach positions in space that were either visually-defined (target continuously lit or flashed) or internally-defined (no vision of the target).

Methods

Subjects

One proprioceptively deafferented subject (GL) and six age-matched healthy control subjects participated in this experiment. Subjects gave their informed consent prior to their participation in the study, in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki. The protocol was approved by the local Ethics Committee. All participants were self-declared right-handed and had normal or corrected-to-normal vision. None of the control subjects (4 females and 2 males, 56 ± 5 years-old) had any relevant medical history. At the age of 31, GL (55 years-old) suffered a complete and definitive loss of the large myelinated fibres throughout her whole body below the nose after a second episode

of severe sensory polyneuropathy. Neurophysiological data from this subject have been reported elsewhere (Forget and Lamarre 1995). In summary, GL has lost all somato-sensory modalities (kinaesthesia, tendon reflexes, touch, vibration, pressure) below the nose (so she has no sensation of position of her body parts), but still can feel pain and temperature. Her efferent motor pathways remain normal. Confined in a wheelchair because of frequent falls, GL can perform most daily activities with concentration and visual feedback.

Apparatus

Fig. 1 shows a schematic representation of the experimental set-up. This set-up was very similar to that used by Bard et al. (1999) in their study on online control of reaching arm movements with GL. Seated subjects had their head immobilised with a head-rest. They were asked to reach for targets in darkness while holding in their right hand a pointer consisting of a light steel rod. A green light-emitting diode (LED, 3 mm in diameter) was fixed on the upper-end of the pointer. This LED was centred just above the hand to provide visual feedback of hand position. Two potentiometers perpendicularly fixed at the rod base sampled pointer movements in the medio-lateral and antero-posterior planes at 400 Hz.

Hand starting position was in subject's mid-sagittal plane, at chest level (see Fig. 1B). It was standardised by requiring subjects to locate the pointer in a notch in a metal bar. The images of 3 green LEDs seen through a semi-reflecting glass were used as visual targets. These virtual targets appeared at chest level and were 32 cm distant from hand starting position. Targets were located at 0  (straight-ahead) and 21  of visual angle to the left (-21 ) and to the right (+21 ). Right and left targets were 15 cm from the central target. Since targets were virtual, no physical contact with them was possible. Loudspeakers were placed 30 cm to the right and to the left of subjects' head.

Because in darkness, GL loses all indications about body configuration, particular security procedures were used. A large belt secured GL to her wheelchair. Her feet and legs were immobilised and her right hand was attached to the upper-end of the pointer. An experimenter stood beside GL during the entire session to ensure her safety. Numerous pauses during which the lights of the experimental room were switched on allowed GL to see her whole body within the environment.

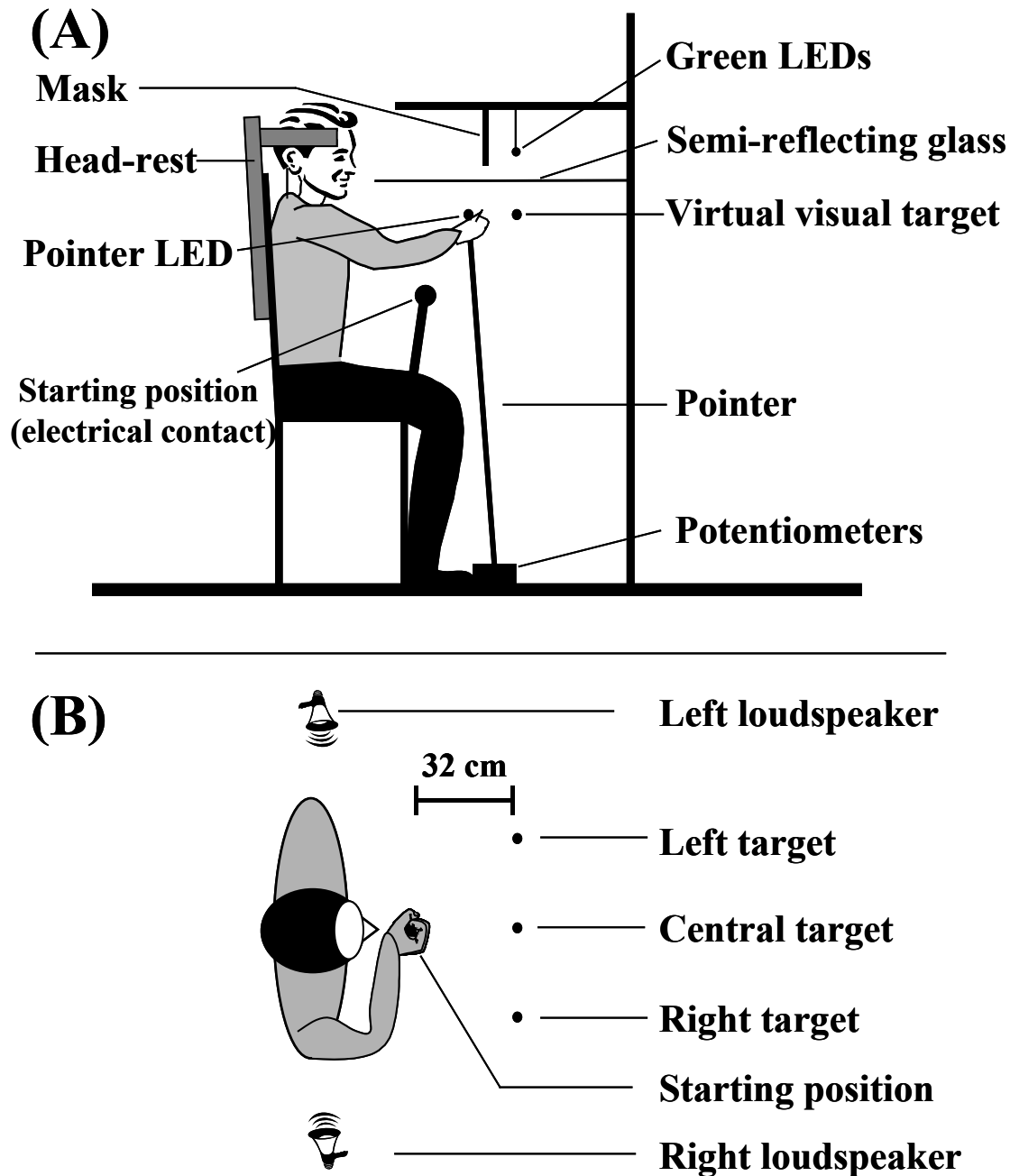


Fig. 1 (A) Schematic side view and (B) top view of the apparatus.

Procedure

Subjects were asked to fully extend the arm in order to pass through the virtual targets rather than to stop at them. Therefore, subjects had only to control movement direction, not amplitude. Participants were not requested to respond as quickly as possible. GL, who performed the experiment before the control subjects, was asked to perform her movements at her preferred speed. Offline analysis showed that movement duration was approximately 1 s. Because movement duration influences its accuracy, controls were asked to perform their

movements in approximately 1 s. A few practise trials allowed subjects to comply with these requirements.

At the beginning of each trial, the pointer-LED was lit for 2 s. This was to allow a better definition of hand position for controls (Brown *et al.*, 2003) and GL (Ghez *et al.*, 1995; Nougier *et al.*, 1996; Paillard, 1999). When the pointer LED was switched off, the central target was illuminated. At this point, the procedure depended on trial condition, i.e. whether there was a possibility of a target displacement (double-step trials and single-step trial with the central target) or not (single-step trials with the lateral targets).

Double-step trials

Before each double-step trial, the experimenter instructed the subjects to reach for the central target when it appeared. The instructions stated that a change in target location could occur. In this case, subjects should modify movement trajectory as quickly as possible to reach the displaced target. The release of the electrical contact between the pointer and the starting position either had no effect (single-step S0 condition) or switched off the central target and triggered one of the following events:

- a beep to the right sounded for 50 ms, signalling subjects to reach for an imaginary target located 15 cm to the right of the extinguished central target (D+dark condition)
- a beep to the left sounded for 50 ms, signalling subjects to reach for an imaginary target located 15 cm to the left of the central target (D-dark condition)
- the right beep sounded for 50 ms as the right target was flashed for 50 ms (D+flash condition)
- the left beep sounded for 50 ms as the left target was flashed for 50 ms (D-flash condition)
- the right beep sounded for 50 ms as the right target appeared continuously until the end of the trial (D+cont condition)
- the left beep sounded for 50 ms as the left target was illuminated until the end of the trial (D-cont condition).

Auditory signals were used to inform subjects that they should adjust movement trajectory towards a lateral target in the conditions without target visual feedback. In these conditions, since the beeps signalled the subjects to reach for the same position as when the lateral visual target was presented, subjects could use an internal representation of the position of the targets that they had seen in previous trials. It should be mentioned that the

only position information provided by the beeps was to which side of subject's sagittal plane the targets were.

Single-step trials

Reaching movements towards stationary targets were used as control conditions to compare with the performance observed in double-step conditions. Since in double-step trials, movement onset triggered the extinction of the central target simultaneously with the possible appearance of a lateral target, subjects could compute the lateral target position with respect to the central target position. Therefore, the central target was also initially switched on in all single-step conditions in order to provide the same retinal information and allow similar localisation processes in single- and double-step trials. Before each single-step trial, subjects were instructed to wait for a beep before reaching for the target (this prevented subjects from reaching for the central target when it appeared). When the pointer-LED was switched off, the central target was illuminated for 800 ms. At the extinction of the central target, one of the following events could occur :

- the right beep sounded for 50 ms, signalling subjects to reach for an imaginary target located 15 cm to the right of the extinguished central target (S+dark condition)
- the left beep sounded for 50 ms, signalling subjects to reach for an imaginary target located 15 cm to the left of the central target (S-dark condition)
- the right beep sounded for 50 ms whereas the right target was flashed for 50 ms (S+flash condition)
- the left beep sounded for 50 ms whereas the left target was flashed for 50 ms (S-flash condition)
- the right beep sounded for 50 ms whereas the right target was illuminated until the end of the trial (S+cont condition)
- the left beep sounded for 50 ms whereas the left target was lit until the end of the trial (S-cont condition).

Eight trials were performed in each of the 13 experimental conditions. In the initial trials of the session, the order of presentation of the experimental conditions was made such that subjects first reached for continuously lit stationary targets (one trial to each side), then to flashed stationary targets and then to imaginary stationary targets. This procedure allowed subjects to build internal representations of lateral target positions in darkness. After these trials, experimental conditions were randomly presented.

Data analysis

Signals from the potentiometers were filtered with a low-pass Butterworth filter (7th order, 10 Hz cut-off frequency). The main measured parameter was hand direction (with respect to the cyclopean eye, 0  corresponding to straight-ahead). For most of the trials, and contrary to control subjects, GL did not bring the arm to full extension. This suggests that the absence of proprioception prevented her from knowing when full elbow extension was reached. Therefore, GL's movements frequently undershot the targets and consequently did not pass the targets' plane. Such undershooting, which has already been reported for this subject (Blouin et al., 1993a), could be the result of a conservative/protective strategy during reaching movements. This strategy, which has been observed in neuromuscular systems characterised by a high level of variability (Worringham, 1991), could lead GL to produce a first movement that would undershoot the target. With hand visual feedback, subsequent movements could allow her to bring the hand safely and accurately to the target. However, without vision of the hand as in the present experiment, these subsequent movements would not be produced. Therefore, movement accuracy could not be assessed when the hand crossed the target plane. Nor could movement accuracy be measured at the end of the movements, because after their onset, GL's hand never went to a complete stabilisation. The hand continuously drifted in space and no single velocity criterion could satisfactorily be used to determine reaching movement offset. These drifts, which were likely accentuated by the fact that the hand never rested on a solid surface, have been frequently observed in deafferented subjects when hand visual feedback is not available (Blouin et al., 1996; Ghez et al., 1995; Nougier et al., 1996; Rothwell et al., 1982). The methods used to measure movement accuracy consisted in determining, for all subjects, hand direction when the distance between the hand and the target was minimal. Movement duration was defined as the time elapsed between movement onset and the time when movement accuracy was measured, the breaking of the electrical contact between the pointer and the starting position being used to determine movement onset.

The time at which subjects started to modify movement trajectory in double-step trials was also determined. To do so, we computed angular velocity, which was small for movements directed towards the central target and which increased markedly when the hand deviated towards the lateral target. The angular velocity peak always occurred while subjects were correcting their movements towards the laterally displaced targets. From this peak, a backward search was performed to find the earliest time that angular velocity dropped under

5 /s. This time was defined as the start of movement adjustment towards the new target position. The time of first adjustments of movement trajectory towards the displaced target was defined as the time elapsed since movement onset (i.e. target displacement).

Analyses of variance (ANOVAs) with repeated measures were used to analyse the experimental data obtained for the control subjects. Significant effects were further analysed with post-hoc tests (Tukey's method). To compare GL's data with those obtained for control subjects, we computed the 95% confidence intervals of the control group for each dependant variable. We considered that GL's results were different to those of the controls when GL's mean values fell outside these intervals of confidence. When necessary, t-tests for related samples were used to compare GL's results in any two conditions.

Results

Hand direction

In the single-step conditions, GL's reaching movements substantially deviated to the right of the targets (see Fig. 2A). On average, GL missed the central target by 7.4  to its right and also missed the continuously lit left and right targets by 6.4  and 7.8  to their right, respectively. Messier et al. (2003) also reported that unseen reaching movements towards remembered targets for a proprioceptively deafferented subject showed a systematic directional shift, observed also in Bard et al.' (1999) study. Such constant errors by deafferented subjects in darkness may result from errors in localising targets in darkness because of their impaired egocentric reference system (Blouin *et al.*, 1993a). We used the mean directional error obtained when reaching for the continuously lit central target as an estimate of the presumed miscalibration of body configuration and/or target localisation. This value was subtracted from the hand direction obtained in each experimental condition. The same procedure was applied to the data of the control subjects who showed a much smaller constant error than GL (on average they pointed at 0.9  to the left of the central target in S0 condition). This data normalisation allowed a better comparison of the results between GL and controls. For GL, as for controls, absolute values of normalised pointing responses were used in the subsequent analyses.

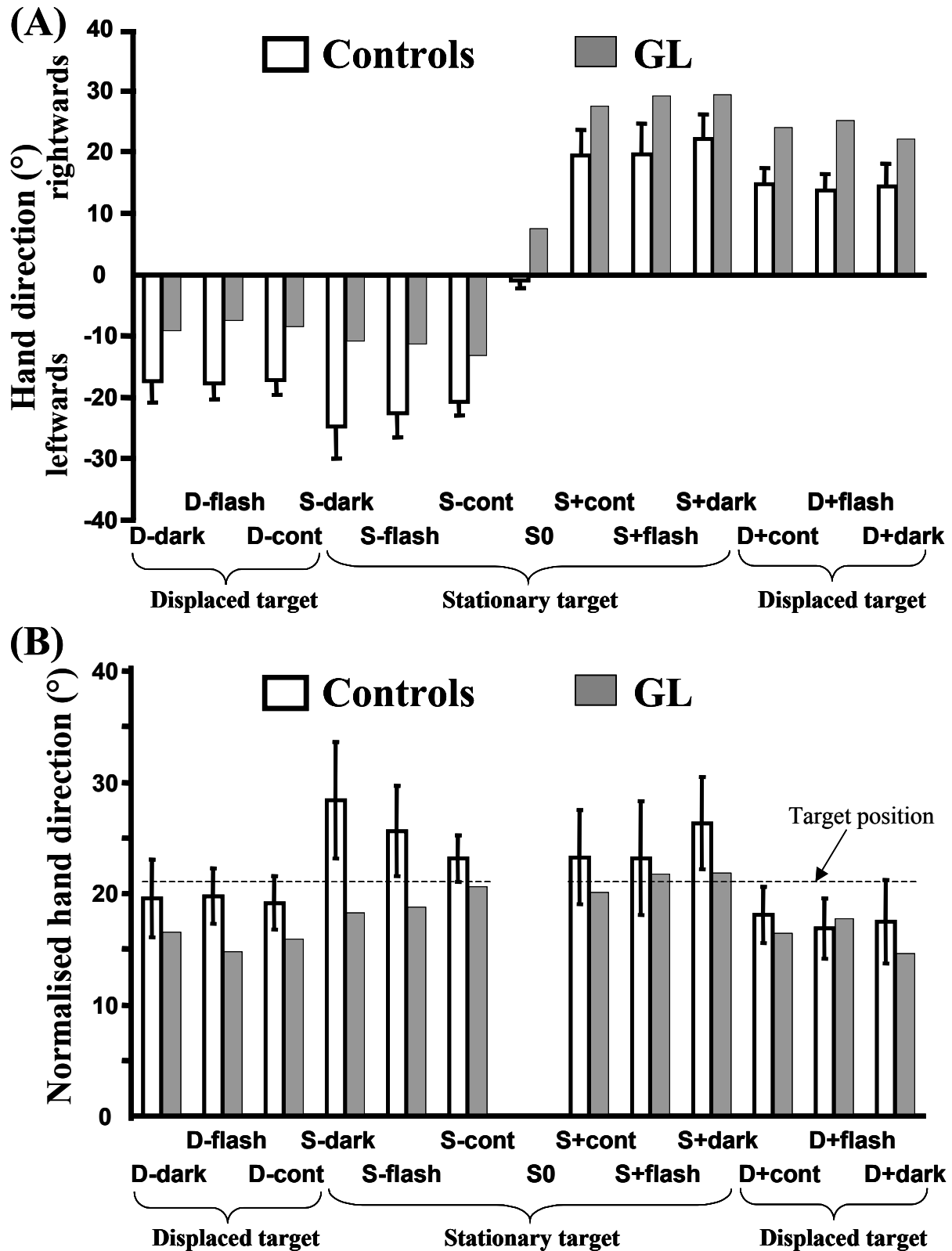


Fig. 2 (A) Mean signed hand direction and (B) mean absolute values of normalised hand direction of GL (black bars) and the control subjects (white bars). Vertical bars for the control subjects represent 95% confidence intervals.

Fig. 2B shows the absolute values of normalised hand direction for GL and controls. In the double-step conditions, because all movements were initially directed towards the central target, values close to 0  would indicate an absence of movement correction towards the new target positions. A complete correction would mean that hand direction was similar in the corresponding single- and double-step conditions (with the same lateral target and the same visual feedback).

The most noticeable result was that GL's reaching movements largely deviated from the central target towards the lateral target, demonstrating her capacity to modify the trajectory of unseen ongoing arm movements. This was true irrespective of the presence or absence of target visual feedback. T-tests for related samples were used to assess the effect of target visual feedback on GL's movement accuracy. Visual feedback of target position had no significant effect on normalised hand direction in both single- and double-step trials (global means=20.2  and 16.0 , respectively). Therefore GL reached towards a similar position irrespective of whether the target was unseen, flashed or continuously lit.

A 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] was conducted on controls' data to analyse the effects of the experimental factors on normalised hand direction. The ANOVA revealed a significant effect of Step ($F_{1,5}=28.5$; $P<0.01$). Normalised hand direction was greater in single-step (global mean=25.0 ) than in double-step conditions (global mean=18.5 ). The ANOVA also showed a significant Vision x Step interaction ($F_{2,10}=18.8$; $P<0.001$). The decomposition of this interaction revealed that target visual feedback affected movement accuracy only in single-step conditions. Controls were less accurate in dark conditions (global mean=27.4 ) than when the target was either flashed or continuously lit (global mean=23.8 ). The ANOVA did not reveal a significant effect of target side ($P>0.05$).

Fig. 2B shows controls' confidence intervals in each experimental condition. GL's mean normalised hand direction fell outside of these intervals in all conditions involving leftwards pointing responses except D-dark condition, indicating that GL was less accurate than controls when pointing to the left target. Concerning the right target, the only significant difference in movement accuracy between GL and controls was found in S+dark condition.

Fig. 3 shows the mean percentage of trajectory adjustments demonstrated by GL and controls in double-step conditions (percentages were computed with respect to movement accuracy measured in single-step conditions). On average, GL compensated for 80% of the required adjustment. GL's percentage of correction was similar when the displaced target was continuously lit or only flashed for 50 ms (global mean=80%). There was no clear effect of

the absence of target visual feedback since it depended on target side (91% and 67% when the target shifted to the left and to the right, respectively). Concerning controls, a 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] did not reveal any significant main effect of Vision or Side ($P>0.05$) on mean percentage of adjustment. On average, controls compensated for 74% of the required adjustment, i.e. a value close to that of GL. Percentages of trajectory adjustment for GL and controls were generally of similar magnitudes. They appeared to be greater for GL in both D-dark and D+cont conditions and greater for controls in D+dark condition.

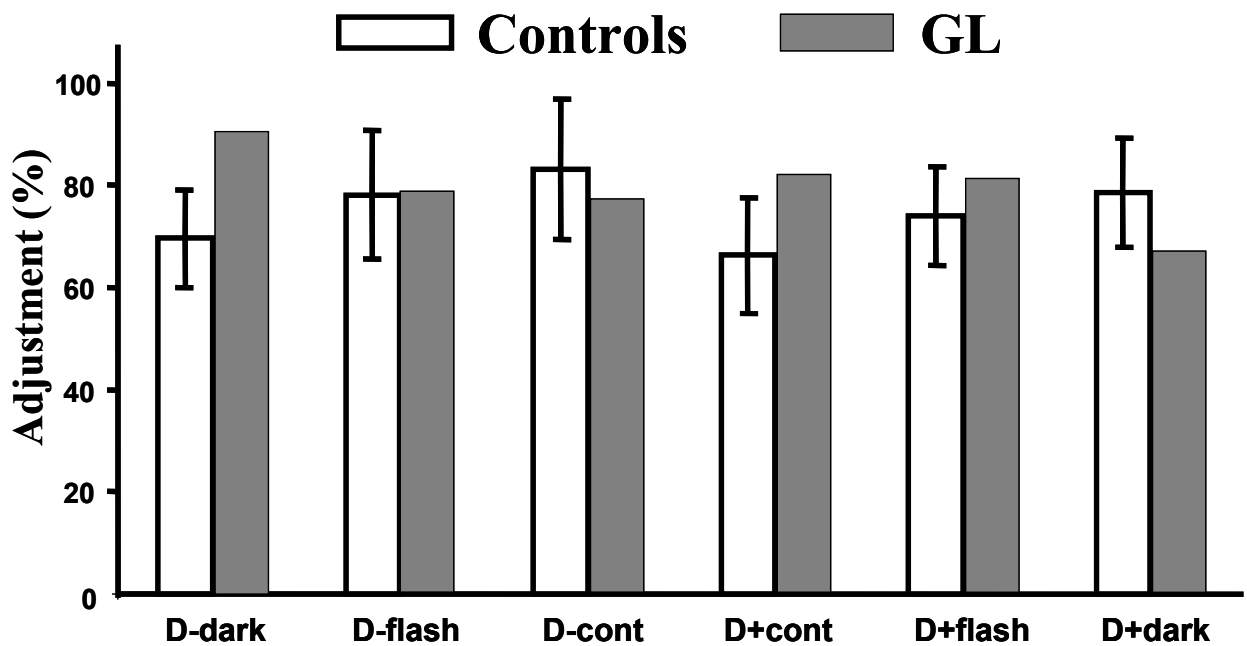


Fig. 3 Percentage of adjustment of the trajectory in double-step conditions.

Vertical bars represent 95% confidence intervals.

GL's variability of normalised hand direction (standard deviation of the mean) appeared to depend on the experimental conditions. However, the effects could not be described in a simple manner, as there was no clear main effect of Step, Vision or Side and no clear interaction effect. Concerning controls, a 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] did not reveal any significant main or interaction effects. On average, normalised hand direction was more variable for GL (global mean=4.3 ) than for controls (global mean=2.2 ). GL's normalised hand direction was more variable than that of controls in D+cont, D-cont, D+dark, D-dark, S+cont, S-cont, S+flash and D-flash conditions. Variability for GL and controls was similar only in D+flash and D-flash conditions.

Movement duration

On average, GL's reaching movements lasted longer in double-step conditions (global mean=1173 ms) than in single-step conditions (global mean=945 ms). Mean movement duration also varied with target visual feedback. However, the differences were not significant due to the large variability in GL's movement duration (362 ms and 397 ms in double-step and single-step trials, respectively).

A 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] on controls' movement durations revealed a significant effect of target displacement ($F_{1,5}=24.2$; $P<0.01$). Movement duration in double-step conditions (global mean=965 ms) was greater than in single-step conditions (global mean=743 ms). The ANOVA did not reveal a significant effect of Vision ($F_{2, 10}=2.5$; $P>0.05$), but revealed a significant effect of Side ($F_{1,5}=30.7$; $P<0.01$), movement duration being shorter for the right target than for the left target (global means=783 ms and 926 ms, respectively). Overall, GL's reaching movements lasted slightly longer (global mean=1032 ms) than those of controls (global mean=854 ms). GL's movement duration was significantly greater than that of controls in D+cont, D-flash, D-dark, S-cont, S+cont, S-flash, and S-dark conditions.

First adjustments of movement trajectory

Movement trajectories performed by GL and controls were markedly different (Fig. 4). The trajectories shown are representative of those found in all double-step conditions, i.e. irrespective of the type of visual feedback of the left and right targets. Control subjects initially directed their hand towards the central target. Then, after a variable reaction time to the target displacement, they adjusted their movement trajectories to reach the new target position following a more or less straight path. Hence, the trajectories of the controls can be described as being made up of two main segments.

On the other hand, GL performed stair-like movement trajectories, with consecutive abrupt changes of direction. During the initial segment, the hand moved towards the primary target (with a systematic rightwards shift). After a variable reaction time to the target displacement, GL produced a second segment which was approximately perpendicular to the initial segment. Compared to the 15-cm target displacement, this segment had about the same direction and the same amplitude (mean of 13.8 cm as measured as the path excursion between the time of first adjustment and the time when angular velocity dropped under 5°/s after peak angular velocity). Finally a third segment, whose direction was roughly parallel to

that of the first segment, brought the hand closer to the displaced target. Differences in motor responses of GL and controls were further evidenced in the tangential velocity profiles of arm movements (see Fig. 5). Controls' movements were characterised by a single velocity peak, whereas GL's movements were composed of three clearly distinguishable peaks (i.e. one per segment).

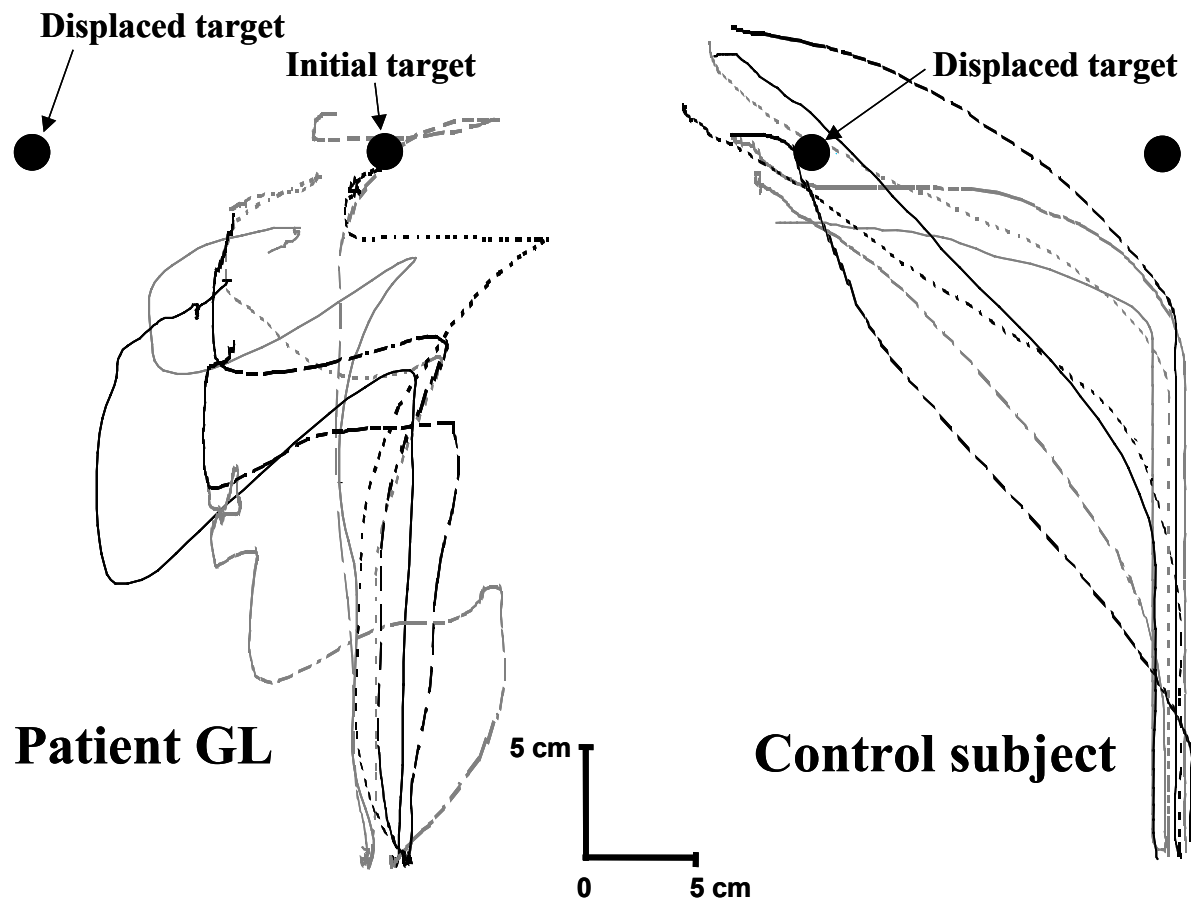


Fig. 4 Raw hand trajectories of GL and a control subject in D-cont condition.

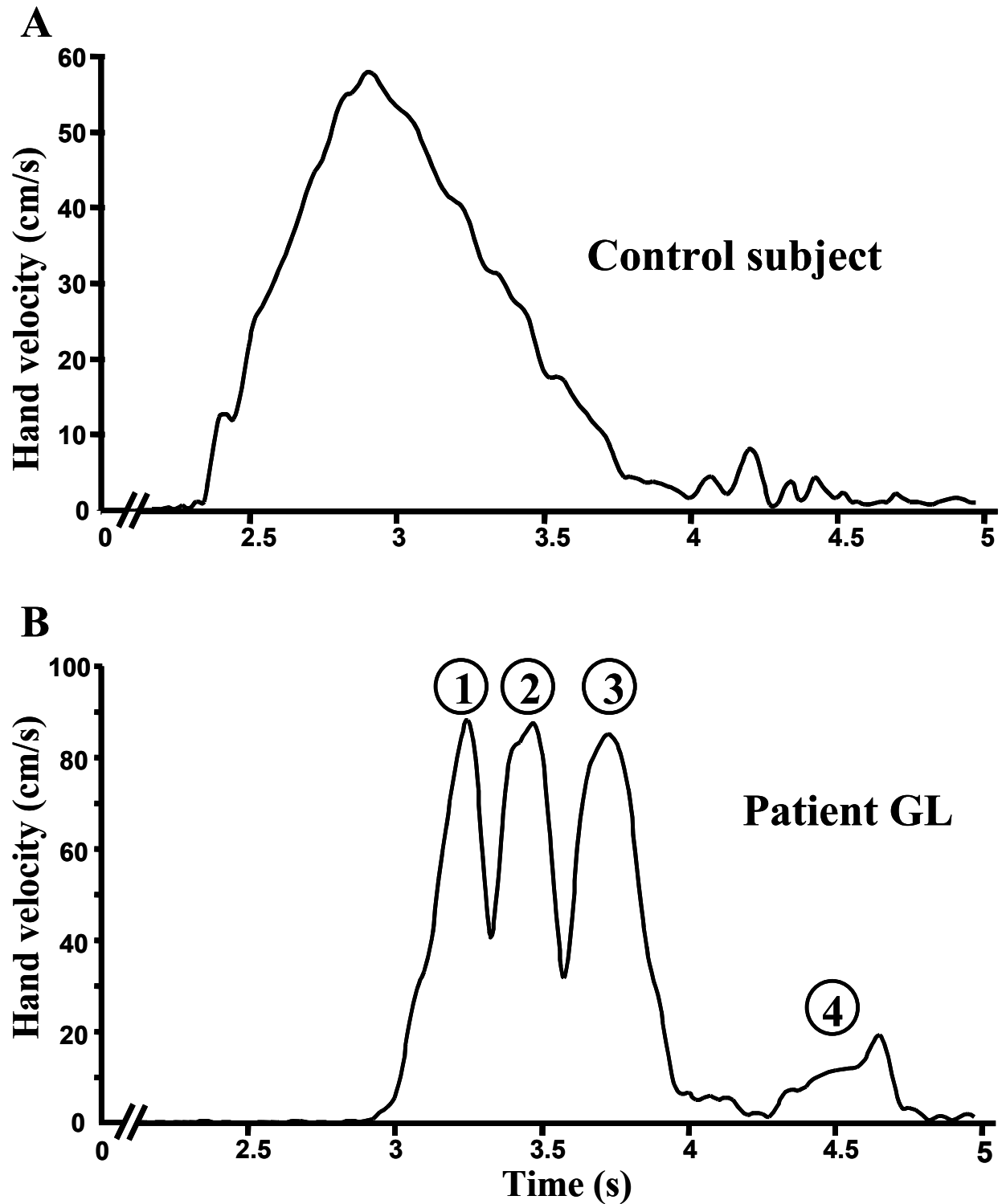


Fig. 5 Typical tangential velocity profile in a double-step trial for a control subject and for GL. For GL, ① indicates the first phase of the movement directed towards the central target. ② corresponds to the second phase of the movement which was approximately of the same direction and amplitude as the target displacement. ③ corresponds to the third phase of the movement where the hand was re-directed towards the target. ④ represents the drift of the hand when GL had to maintain a stable position in space in complete darkness.

Mean times of first adjustments of movement trajectory are presented for GL and controls in Fig. 6. On average, GL started to modify her movement trajectories 493 ms after the target displacement. T-tests showed that this reaction time to the perturbation did not depend on the presence of target visual feedback or on the side of the target displacement.

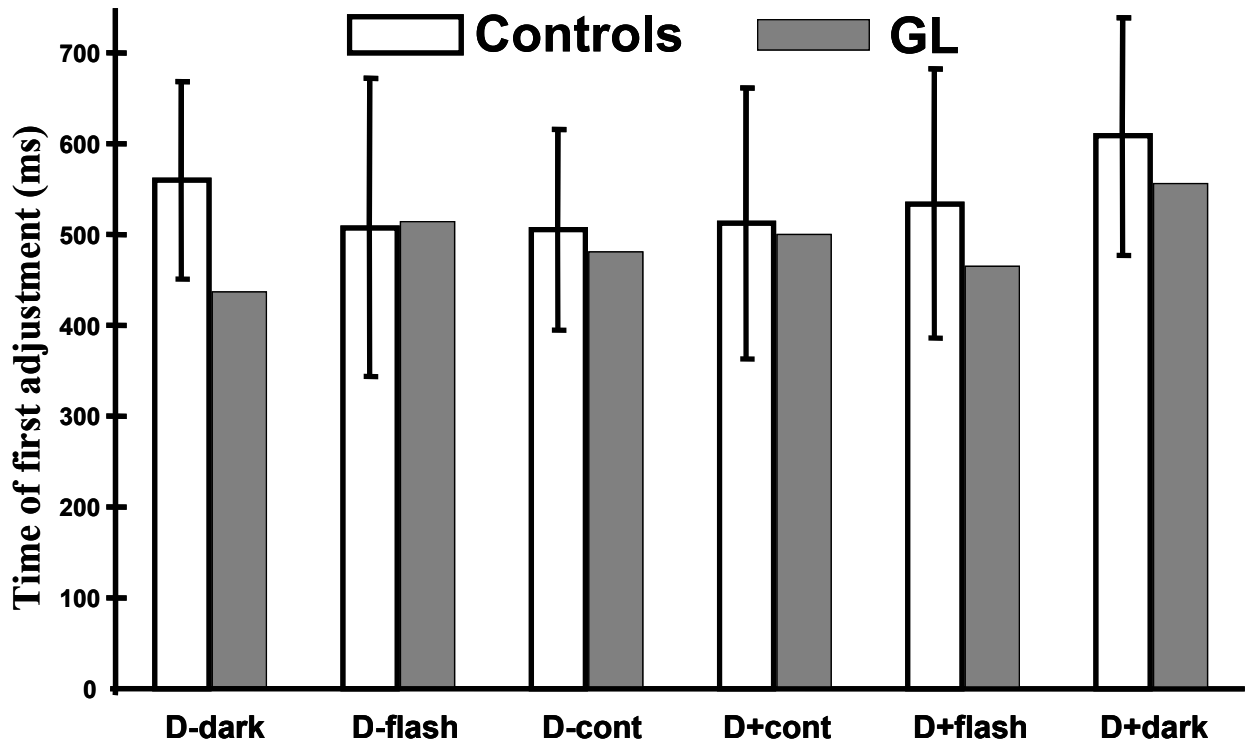


Fig. 6 Time of first adjustments of the trajectory in double-step conditions.

Vertical bars represent 95% confidence intervals.

Concerning the control subjects, a 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] only revealed a significant main effect of Vision ($F_{2,10}=7.6$; $P<0.05$) on the time necessary to modify arm trajectory in double-step conditions. The time of first adjustment was similar when the second target was continuously lit or flashed (global mean=515 ms), but was significantly shorter in these conditions than in those without any visual feedback on target position (global mean=585 ms). GL's times of first adjustments were similar to those of controls since the means fell in the 95% confidence interval of the control group in every experimental condition except D-dark condition, where GL corrected movement trajectory earlier than controls (Fig. 6).

The time at which GL and the controls started to modify their ongoing movements was highly variable (see Fig. 4). The variability in the onset time of trajectory adjustment was 100 ms for GL and 147 ms for the controls. The experimental conditions had no clear effect on this parameter for GL. Concerning controls, a 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] performed on the variability of first adjustments latency only showed a significant Side main effect ($F_{1,5}=6.7$; $P<0.05$). Adjustments to the left (global mean=159 ms) were significantly more variable than adjustments to the right (global mean=136 ms).

Control experiment

The double-step paradigm has been extensively used in the last two decades to study the online control of goal-directed arm movements. Experiments were usually performed on young adults and reaction times to target displacements were much shorter those obtained in the present study. For example, Johnson et al. (2002) reported a 354 ms-latency with subjects aged from 22 to 36 (mean=28 years). In our experiment, control subjects were approximately the same age as GL, i.e. 56 years. A control experiment tested whether the relatively long time necessary to adjust arm trajectory could be due to the moderately advanced age of our subjects. This control experiment also allowed us to determine whether or not target visual feedback influenced reaching movements performed by young adults in the same way as those performed by older adults. Six young, healthy adults (4 females and 2 males, 28 ± 5 years-old) participated in an experiment, which was in all aspects identical to Experiment 1. Participants, all right-handed, had normal or corrected-to-normal vision.

Results

First trajectory adjustments

The shape of the hand trajectories of young adults in double-step conditions was similar to that of the 55-year old adults in the previous experiment. However, first adjustments of trajectory appeared earlier with young adults (global mean=339 ms) than with older adults (global mean=538 ms). A 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] performed on the onset of the trajectory corrections only revealed a significant main effect of Vision ($F_{2,10}=6.6$; $P<0.05$). Subjects changed arm trajectory earlier when the second target was continuously lit (global mean=317 ms) than in dark conditions (global mean=368 ms). Time of adjustment in these latter conditions tended to differ from that obtained in

flashed conditions (global mean=331 ms; $P=0.08$). There was no significant Side or interaction effects on the time of first adjustments.

The time of the trajectory adjustment onset was less variable in young subjects (mean=71 ms) than in older subjects (mean=147 ms). A 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] revealed no significant Side ($F_{1,5}=1.6$; $P>0.05$) or interaction ($F_{2,10}=1.5$; $P>0.05$) effects on the variability of adjustment time, but the effect of Vision was marginally significant ($P=0.052$). Variability was similar when the second target was continuously lit (mean=61 ms) or flashed (mean=65 ms), but tended to be smaller in these conditions ($P=0.06$ and $P=0.11$, respectively) than without target visual feedback (mean=89 ms).

Hand direction

Movement accuracy was analysed using the same methods as for Experiment 1, to verify whether trajectories produced by young and older adults were similarly affected by the experimental conditions. A 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] revealed a significant effect of Step on normalised hand direction ($F_{1,5}=9.6$; $P<0.05$). On average, normalised hand direction was smaller in double-step (global mean=22.7 ) than in single-step conditions (global mean=23.9 ). The ANOVA also revealed a significant main effect of Vision ($F_{2,10}=5.7$; $P<0.05$). Subjects were significantly more accurate when the target was continuously visible (global mean=22.4 ) than when subjects had no target visual feedback (global mean=24.6 ). In this latter condition, reaching movements tended to be less accurate than in flashed target conditions (global mean=22.8 ; $P=0.07$). The interaction Vision x Step was not significant ($F_{2,10}=3.5$; $P>0.05$) and there was no effect of side on normalised hand direction ($F_{1,5}=1.5$; $P>0.05$).

A 3x2 ANOVA [Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Left, Right)] revealed neither main nor interaction effects on the mean percentages of adjustment in double-step conditions ($P>0.05$). On average, subjects compensated for 95% of the required adjustment. Therefore, young adults adjusted their movement trajectory to a greater extent with respect to the new target location than older adults (global mean=74%).

A 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] performed on the variability of hand direction only showed a significant main effect of Vision ($F_{2,10}=7.9$; $P<0.01$). Directional variability was greater in dark conditions (global mean=2.5 ) than with continuous visual feedback of target position (global

mean=1.7 ). Directional variability in flashed conditions (global mean=2.0 ) tended to differ ($P=0.10$) from that in dark conditions (global mean=2.5 ). On average, movements performed by young adults appeared as variable (global mean=2.0 ) as those produced by the older adults of Experiment 1 (global mean=2.2 ).

Movement duration

Reaching movements of young adults lasted slightly longer (mean movement duration=982 ms) than those of older adults (mean=854 ms). A 2x3x2 ANOVA [Step (Single, Double) x Vision (Continuous, Flashed, Dark) x Side (Right, Left)] revealed no significant effects of Vision ($F_{2,10}=0.0$; $P>0.05$) or Step ($F_{1,5}=0.3$; $P>0.05$) on movement duration. Target side significantly affected movement duration ($F_{1,5}=11.5$; $P<0.05$), leftwards pointing responses lasting longer (global mean=1084 ms) than rightwards responses (global mean=846 ms).

Discussion

The main result of the present study was that a human deafferented subject was able to voluntarily adjust in flight the trajectory of reaching movements despite the absence of peripheral sensory information about hand and target positions during the movements. Movement corrections produced by the deafferented subject GL were of the same magnitude as those shown by age-matched control subjects. However the shape of movement trajectories, when the target shifted position at movement onset, markedly differed between them. After a variable reaction time during which they moved their hand towards the primary target, both young and older healthy subjects deviated their movements towards the new target position using a more or less straight path. On the other hand, GL adjusted her movements by producing stair-like trajectories, with three segments. Both the first and third of these segments were in the sagittal plane (and moved the hand further from the body) whereas the second segment was in the same plane as the target displacement (i.e. frontal plane) and of similar extent to the target shift. This segmented type of trajectory could reflect GL's voluntary strategy to adjust her movement according to the new target position in the absence of hand position sensory feedback. Indeed, if the trajectory adjustment matched the direction and amplitude of the perceived target displacement, then re-directing the hand in parallel to the initial movement direction could bring it near to the shifted target. Such consecutive feedforward commands can successfully bring the hand to the target without knowledge of hand position during the movement. The stair-like movement trajectories could

also reflect a disruption of intersegmental coordination which has been documented on deafferented patients performing unseen multijoint arm movements (Sainburg et al. 1993). In this study, subjects had to produce a slicing gesture involving back and forth motions of the hand. When movement direction had to be reversed, the deafferented patients exhibited severe decoupling between elbow and shoulder movements. The elbow joint appeared to become transiently locked, preventing the deafferented subjects to smoothly reverse the direction of elbow movement. In the present study, such impaired interjoint coordination may explain the patient's trajectories when movement direction had to be sharply changed mainly through shoulder and elbow movements in double-step conditions. The second segment, which was in the same plane as the target displacement, may have been produced by the shoulder joint while the elbow joint remained locked.

The fact that control subjects reached directly for the displaced target from the start of trajectory adjustments supports the hypothesis of a continuous online sensori-motor control of arm movement which takes into account hand and target positions during the movement (Prablanc and Martin, 1992; Sarlegna *et al.*, 2003, in press). Indeed, movement corrections resulting from a complete new set of motor commands determined according to the perceived target displacement at movement onset would have been inappropriate considering actual hand position when trajectory adjustments occurred. This is because the magnitude of the adjustments would have been underestimated as the angular deviation between the hand and the shifted target was lowest at the starting position and increased as the hand progressed towards the primary central target (i.e. during the reaction time to the perturbation). Proprioceptive feedback of the moving arm presumably provided the hand position information (Day and Marsden, 1982; Gandevia and Burke, 1992; Sarlegna *et al.*, 2003, in press) necessary to obtain trajectory adjustments such as those produced by healthy subjects. Such arm motor control based on continuous sensori-motor integration appears to be more efficient (in terms of path excursion and movement duration) than a discrete online control such as used by GL.

The fact that the proprioceptively deafferented subject could adjust the direction of her reaching movements without vision of the moving limb showed that goal-directed arm movements can be controlled without visual and proprioceptive information of hand position, supporting previous results of Bard and collaborators (1999). Using a double-step paradigm, Bard et al. (1999) reported that the same deafferented subject as in the present study smoothly adjusted movement trajectory in 60% of the trials when a target displacement occurred. Bard et al. (1999) emphasized the role of internal feedback loops in the online control of reaching

movements, suggesting that hand position could be determined in real-time through a copy of the motor commands sent by the central nervous system to the arm muscles. This outflow theory has been developed through the study of the oculomotor system (Sperry, 1950; von Holst and Mittelstaedt, 1950), oculomotor-derived signals having been shown to carry information about eye position (Bridgeman and Stark, 1991; Gauthier *et al.*, 1990). Deafferented subjects could represent an expert population in “reading” motor commands, as it would remain their only possibility to determine hand position in darkness. However the efficiency of a control based on efferent signals to determine hand position in space appears questionable. For instance, the position reached by the hand after a given set of motor commands differs according to the weight carried by the arm and according to the orientation of the arm with respect to the gravito-inertial forces applied to the arm. Therefore, similar motor commands can result in different hand positions and different motor commands can result in similar hand positions. This is not the case for the eyes as a given oculomotor command always brings the eyes to the same position in the orbits (because of the mechanical properties of the eyes and of the orbital environment in which they stand, Becker 1989). In line with the uncertainty about the role of internal feedback-loops in the online control of reaching movements, Miall *et al.* (2000) showed that a deafferented subject had no conscious knowledge of hand position through efferent processes (see also Fourn ret *et al.*, 2002).

Differences in the morphology of GL's hand trajectories observed by Bard *et al.* (1999) and in the present study could result from differences in the experimental procedures. Target displacements in Bard *et al.*'s (1999) study were small (6 ) and were not consciously perceived by the deafferented subject as they occurred during the ocular saccade towards the visual target. Trajectory adjustments following unconsciously-detected target displacements are thought to be based on automatic, low-level processes (Prablanc and Martin, 1992). Therefore, smooth corrections in the deafferented subject's hand paths reported by Bard *et al.* (1999) could reflect such automatic-like movement control. In the present study, the marked alterations of GL's trajectories could reflect a disruption of this automatic control by the conscious perception of the large target displacement (*i.e.* 21 ). On the other hand, it is also plausible that the smooth adjustments observed by Bard and colleagues could have resulted from the succession of 3 orthogonal segments, the second being aimed at compensating for the target displacement, as in the present study. However, the trajectories would have ended up being smoothed by the cumulative effect of both the high speed of the movement and the small size of the adjustments (in relation to the small target displacements).

Visual feedback of target position

Reaching movement corrections were observed in all subjects even without any visual information on the position of the displaced target. Therefore, all subjects were able to intentionally shift goal-target position and use an internal representation of the lateral target position to control their reaching movements. However, for healthy subjects, adjustments without target visual feedback (i.e. when only a beep signalled that they had to change the goal of their reaching movements) occurred later than those observed when target visual feedback was available, even as briefly as 50 ms. This result may be seen as being opposed to the classical observation that manual reaction times are faster for movements directed towards auditory stimuli compared to those directed towards visual stimuli (e.g. Sugano *et al.*, 1985). However, in the present study, auditory signals were not used as targets. The beeps were only used to indicate the side of the imaginary targets that subjects had to reach towards in darkness. The fact that first adjustments occurred later in the dark conditions may suggest that the processes allowing the comparison between hand and target positions take less time when this latter position can be coded in a sensory map (e.g. visual, auditory, proprioceptive) than when it cannot. In the absence of such external feedback about target location, movements could be controlled in a less "automatic" way than when they are directed towards a peripherally-defined target position. In line with this, recent experiments have shown that "automatic" responses are triggered more rapidly than those triggered through more intentional processes (Day and Lyon, 2000; Johnson *et al.*, 2002; Pisella *et al.*, 2000).

The accuracy with which healthy subjects reached for stationary targets increased with the time during which they could see the targets. Seeing the target during 50 ms was therefore long enough to refresh the internal representation of target position and to increase movement accuracy. The fact that subjects were the most accurate when the target remained lit suggests that they could continuously control their movements under target visual feedback, supporting earlier findings by Prablanc *et al.* (1986). When only an internal representation of target position was available in visuo-spatial memory, healthy subjects generally overshoot the target, as previously reported by Henriques *et al.* (1998). Of particular interest is the fact that visual feedback of target location had no effect on GL's movement accuracy. Indeed, when data on left and right, stationary and displaced targets were mixed, GL showed similar accuracies when she reached for a visible target or for an internally-defined target. This may indicate that target visual feedback benefits the online control of arm movement only when the comparison with hand position information (either proprioceptively and/or visually derived) is possible. In

the absence of hand position feedback, the hand path is likely to be generated by pure feedforward processes.

Only movements performed by young adults were affected by the visual feedback of displaced targets. Indeed, young adults were more accurate when target visual feedback was available than when it was not. Concerning older adults, only visual feedback of stationary targets affected their movement accuracy. Therefore, in double-step trials, GL and age-matched control subjects showed similar accuracy irrespective of the presence of visual feedback about new target position. When subjects had to reach for stationary targets, there was no temporal constraint, as they were not required to initiate their movement as quickly as possible. Therefore, they could fully process target visual feedback to control their movements. On the other hand, subjects were asked to adjust their movement as quickly as possible when a target displacement occurred. Because with age, feedback processing requires more time and more attentional resources (Seidler-Dobrin and Stelmach, 1998; Welford, 1988), 55-year old adults may have adopted a unique strategy of modifying ongoing arm movements that was not based on visual feedback processing. Indeed, the fact that subjects had no prior knowledge about the availability of target visual feedback in any given trial may have led them to adopt a default strategy of controlling their movement based only on an internal representation of target position. A similar hypothesis has been proposed for the control of very rapid arm movements in young adults when there is uncertainty about the availability of arm visual feedback for the forthcoming movement (Elliott and Allard, 1985; Zelaznik *et al.*, 1983). Finally, the longer time taken by the 55 year-old adults to adjust their movements compared to younger adults (i.e. 200 ms) supports the classical view of a slower speed of processing, which is one of the most documented and robust effects of aging (Seidler-Dobrin and Stelmach, 1998; Welford, 1988). This stresses the importance of testing age-matched control subjects even in the case of moderately-aged subjects.

Acknowledgements

We are very grateful to Jacques Paillard and Yves Lamarre for making the experiment with GL possible. We thank Alain Donneaud for technical assistance when building the set-up as well as Marcel Kaszap for programming expertise. This work received financial support from the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS, ROBEA and Cognition and information processing Programs) and the Universit  de la M diterran e. Last but not least, we sincerely thank GL for her collaboration.

References

- Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O. Deafferentation and pointing with visual double step perturbations. *Exp Brain Res* 1999; 125: 410-6.
- Becker W. Metrics. In: Wurtz RH, Goldberg ME, editors. *The neurobiology of saccadic eye movements*, ch 2. Elsevier: Amsterdam; 1989. p. 13-67.
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Paillard J, Fleury M, Forget R, et al. Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 1993a; 93: 324-31.
- Blouin J, Bridgeman B, Teasdale N, Bard C, Fleury M. Visual stability with goal-directed eye and arm movements toward a target displaced during saccadic suppression. *Psychol Res* 1995; 58: 169-76.
- Blouin J, Gauthier GM, Vercher J-L, Cole J. The relative contribution of retinal and extraretinal signals in determining the accuracy of reaching movements in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 1996; 109: 148-53.
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M. Directional control of rapid arm movements : the role of the kinetic visual feedback system. *Can J Exp Psychol* 1993b; 47: 678-96.
- Bridgeman B, Stark L. Ocular proprioception and efference copy in registering visual direction. *Vision Res* 1991; 31: 1903-13.
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL. Limb position drift: Implications for control of posture and movement. *J Neurophysiol* 2003; 90: 3105-8.
- Day BL, Lyon IN. Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp Brain Res* 2000; 130: 159-68.
- Day BL, Marsden CD. Accurate repositioning of the human thumb against unpredictable dynamic loads is dependent upon peripheral feed-back. *J Physiol* 1982; 327: 393-407.
- Elliott D, Allard F. The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *Q J Exp Psychol* 1985; 37: 407-25.
- Forget R, Lamarre Y. Postural adjustments associated with different unloadings of the forearm: effects of proprioceptive and cutaneous afferent deprivation. *Can J Physiol Pharmacol* 1995; 73:285-94.
- Fourneret P, Paillard J, Lamarre Y, Cole J, Jeannerod M. Lack of conscious recognition of one's own actions in a haptically deafferented patient. *Neuroreport* 2002; 13: 541-7.
- Gandevia SC, Burke D. Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements? *Behav Brain Sci* 1992; 15: 614-32.

- Gauthier GM, Nommay D, Vercher J-L. The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science* 1990; 249: 58-61.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 1995; 73: 361-72.
- Henriques DY, Klier EM, Smith MA, Lowy D, Crawford JD. Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task. *J Neurosci* 1998;18: 1583-94.
- Johnson H, Van Beers RJ, Haggard P. Action and awareness in pointing tasks. *Exp Brain Res* 2002; 46: 451-59.
- Miall RC, Ingram HA, Cole JD, Gauthier GM. Weight estimation in a "deafferented" man and in control subjects: are judgements influenced by peripheral or central signals? *Exp Brain Res* 2000; 133: 491-500.
- Messier J, Adamovich S, Berkinblit M, Tunik E, Poizner H. Influence of movement speed on accuracy and coordination of reaching movements to memorized targets in three-dimensional space in a deafferented subject. *Exp Brain Res* 2003; 150: 399-416.
- Nougier V, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Cole J, Forget R, et al. Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res* 1996; 109: 473-82.
- Paillard J. Body schema and body image – a double dissociation in deafferented patients. In : Gantchev GN, Mori S, Massion J, editors. *Motor Control, Today and Tomorrow..* Academic Publishing House "Prof. M. Drinov" Sofia; 1999. p.197-214.
- Pisella L, Grea H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, et al. An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci* 2000; 3: 729-36.
- Prablanc C, Martin O. Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 1992; 67: 455-69.
- Prablanc C, P liss on D, Goodale MA. Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Exp Brain Res* 1986; 62: 293-302.
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 1995; 74: 457-63.
- Rothwell JC, Traub MM, Marsden CD. Automatic and "voluntary" responses compensating for disturbances of human thumb movements. *Brain Res.* 1982; 248: 33-41.

- Sainburg RL, Poizner H, Ghez C. Loss of proprioception produces deficits in interjoint coordination. *J Neurophysiol* 1993;70: 2136-47.
- Sarlegna F, Blouin J, Bresciani J-P, Bourdin C, Vercher J-L, Gauthier GM. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movement. *Exp Brain Res* 2003; 151: 524-35.
- Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM. Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res*; in press.
- Saunders JA, Knill DC. Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 2003; 152: 341-52.
- Seidler-Dobrin RD, Stelmach GE. Persistence in visual feedback control by the elderly. *Exp Brain Res* 1998; 119: 467-74.
- Sperry RW. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Psychol Physiol* 1950; 43: 482-89.
- Sugano N, Nakajima N, Yokokawa T. Differences between visually triggered human forearm movements with visual and auditory relevant feedback. *Biol Cybern* 1985; 52:297-300.
- von Holst E, Mittelstaedt H. Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften* 1950; 37: 464-76.
- Welford AT. Reaction time, speed of performance, and age. In : Joseph JA, editor. Central determinants of age-related declines in motor function. *Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol. 515; 1988. p. 1-17.
- Worringham CJ. Variability effects on the internal structure of rapid aiming movements. *J Mot Behav* 1991; 23: 75-85.
- Zelaznik HN, Hawkins B, Kisselburgh L. Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Mot Behav* 1983; 15: 217-36.

Chapitre III

Discussion générale

« Toute théorie est toujours provisoire en ce sens qu'elle n'est qu'une hypothèse : vous ne pourrez jamais la prouver. Peu importe le nombre de fois où les résultats d'une expérience s'accorderont avec une théorie donnée ; vous ne pourrez jamais être sûr que, la fois suivante, ce résultat ne la contredira pas [...] une bonne théorie se caractérise par le fait qu'elle fait un certain nombre de prédictions qui pourraient en principe être réfutées ou rendues fausses par l'observation. Chaque fois que de nouvelles expériences viendront corroborer les prédictions, la théorie sera confortée, et notre confiance en elle s'accroîtra ; mais si jamais une nouvelle observation ne s'inscrit pas dans son cadre, il nous faudra l'abandonner ou la modifier. Du moins est-ce ce qu'il est supposé advenir, mais vous pourrez toujours mettre en doute la compétence de la personne qui a réalisé l'observation en question. »

S. Hawking (1988) Une brève histoire du temps. Flammarion, Paris.

Discussion

L'objectif de ce travail doctoral était d'investiguer les contributions des informations visuelles et proprioceptives permettant de localiser la main et la cible au contrôle en temps réel des mouvements d'atteinte manuelle de cible. Dans notre cadre théorique, nous avons présenté quelques influences que pouvaient avoir les processus dits de haut niveau sur le contrôle en ligne des mouvements (Boulinguez et Nougier 1999; Poulton 1981; Zelaznik et al. 1983). Afin de limiter ces influences difficilement contrôlables (et parfois difficilement interprétables), nous avons fait le choix de réaliser autant que possible des perturbations non perçues. Nous avons utilisé le paradigme de double saut pendant la suppression saccadique pour réaliser de légères modifications de la position de cible non perçues par les sujets. Ce paradigme initialement utilisé par Bridgeman et al. (1979) consiste à déplacer la cible du mouvement pendant une saccade oculaire. Nous nous sommes inspirés de ce paradigme pour réaliser des modifications non perçues de la position vue de la main. Ceci nous a permis de comparer dans notre étude 1 les contributions des informations visuelles de la cible et de la main au contrôle courant du mouvement. Nous avons observé que ces deux informations visuelles, qui conceptuellement auraient pu être traitées de la même façon, étaient en fait utilisées très différemment. En effet, l'information visuelle de la cible a été utilisée de telle manière que les sujets ont modifié en ligne le mouvement de la main pour guider celle-ci vers la cible déplacée. Par contre, dans cette tâche où les participants devaient essentiellement contrôler l'amplitude de leur mouvement, l'information visuelle de la main n'a quasiment pas été utilisée en ligne si l'on considère que les sujets ont peu ou pas modifié l'amplitude de leur mouvement en fonction du changement de cette information. Il est possible que les voies de traitement de ces informations visuelles soient similaires jusqu'aux aires corticales, mais qu'à partir de là, elles soient en grande partie traitées différemment. Bien que le contrôle du geste semble être très largement sous-tendu par des processus empruntant la voie dorsale (Goodale et Milner 1992), la distinction des informations visuelles de la cible et de la main pourrait impliquer que la voie ventrale ait permis d'identifier la main, ce qui aurait conduit à un traitement différent de cette information visuelle qui aurait été combinée avec l'information proprioceptive pour donner une représentation unitaire de la localisation de la main. On peut également noter que lorsque la cible était déplacée, les ajustements sont apparus plus précocement lorsque la main était visible par rapport à lorsque la main ne pouvait être vue. Cette observation montre que les processus sous-tendant le contrôle en ligne du mouvement sont différents lorsque la vision de la main est disponible par rapport à lorsqu'elle ne l'est pas,

ce qui peut tout simplement suggérer que lorsque l'information visuelle de localisation de main est disponible, elle est utilisée (si les contraintes le permettent) pour le contrôle en ligne du mouvement, notamment parce qu'elle permet de mieux définir la localisation de la main en conjonction avec la proprioception.

L'étude 2 de la présente thèse a particulièrement bien permis de mettre en évidence la combinaison d'informations (visuelles et proprioceptives) qui peu être effectuée pour n'en obtenir qu'une. En effet, nous avons pu montrer que l'information visuelle de la main pouvait être utilisée pour contrôler en ligne la direction du mouvement, même si des modifications d'information visuelle étaient réalisées de manière non perçue. Bien qu'un contrôle en ligne efficace sur la base de la vision de la main ait été la conclusion de nombreux papiers par le passé, les protocoles utilisés (bien souvent de comparaison de conditions avec ou sans vision de la main) ont souvent laissé plané un doute sur le rôle des processus « offline ». Nos résultats démontrent indiscutablement que l'information visuelle de localisation de main peut être utilisée pour le contrôle en temps réel du mouvement. En plus de ce résultat novateur, obtenu sans utiliser de vidéo-pointages (avec un curseur sur un écran d'ordinateur) qui semblent solliciter des mécanismes de contrôle différent (Clower et Boussaoud 2000), nos résultats suggèrent fortement que la proprioception a significativement « contre balancé » l'information visuelle biaisée. En effet, nos analyses ont montré que si les déviations de trajectoire correspondaient à 45% « seulement » du changement d'information visuelle de localisation de main, ceci n'était pas du à un manque de temps pour traiter l'information et réaliser les ajustements. En fait, ces déviations ne variaient ni avec le temps de mouvement, ni avec l'orientation (droite, gauche) de la perturbation, ni avec l'amplitude du changement d'information visuelle. La position de main semble donc bien avoir été déterminée par combinaison des informations visuelles et proprioceptives pour n'obtenir qu'une représentation de la localisation de la main. Alors que le rôle de la proprioception dans le contrôle moteur avait pu être présenté comme mineur lorsque la vision était également présente (e.g. Hay et al. 1965), notamment du fait de son imprécision ou de sa dérive (Wann et Ibrahim 1992), cette étude supporte l'idée d'un rôle important de la proprioception, au même titre que la vision. Les récents travaux de van Beers et al. (1998), Desmurget et al. (2000) et Cordo et al. (2000) rapportant une grande précision du sens proprioceptif supporteraient cette notion. En fait, dans notre deuxième étude, le fait que les poids respectifs de la vision et de la proprioception aient été respectivement de 45 et 55% pourrait suggérer que s'il y a une pondération concernant les différentes sources de localisation de la main, cette pondération est très faible.

Dans l'étude 3, nous avons montré comment le fait de devoir contrôler l'amplitude du mouvement représentait une réelle contrainte pour le contrôle en ligne du mouvement. Ainsi, nous avons observé que les ajustements de trajectoire, qu'ils concernent l'amplitude ou la direction, sont apparus très tardivement dans le mouvement et, probablement en conséquence, ont été mineurs. Or, dans l'étude 2 où seule la direction du mouvement était à contrôler, les informations visuelles (et proprioceptives) de localisation de main avaient pu être utilisées pour réaliser d'importants ajustements de la direction du mouvement. De plus, dans l'étude 1 où l'amplitude était à contrôler, les informations visuelles de la main n'avaient pas ou peu été utilisées pour modifier l'amplitude du mouvement. L'analyse des trois premières études suggère fortement que c'est le fait de devoir contrôler l'amplitude du mouvement (dans les étude 1 et 3) qui a empêché d'observer des modifications en ligne du mouvement sur la base du feedback visuel de la main, et nous pensons que cette « contrainte » pourrait avoir également limité l'utilisation des boucles de rétroactions proprioceptives. Le fait de devoir contrôler l'amplitude du mouvement semble donc être une contrainte pour l'utilisation de rétroactions sensorielles de localisation de main pour des mouvements rapides tels que ceux étudiés. Cette hypothèse pourrait ainsi expliquer pourquoi la durée des boucles de correction basées sur la localisation visuelle de la main estimée par Keele et Posner (1968) par exemple était supérieure à celle que l'on pouvait proposer au regard des études de Bard et al. (1985, 1990) ou encore de Blouin et al. (1993a), dans lesquelles des tâches « purement directionnelles » avaient été employées. Il est également intéressant de noter que nos trois premières études ont mis en évidence des modes de contrôle différents pour l'amplitude et la direction du mouvement. De plus, dans les tâches directionnelles employées, l'importance de l'information visuelle de localisation de main a clairement été mise en évidence pour le contrôle du mouvement. Prises dans leur ensemble, ces observations tendent à supporter l'hypothèse du codage vectoriel du mouvement.

La méthodologie employée, sur la base du concept de perturbation, nous a donc permis d'étudier en détail la combinaison des informations sensorielles dans le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle de cible. Après les trois premières études, nous avons pu mettre en évidence les contributions des informations proprioceptives et visuelles (relatives à la position de la main et de la cible) au contrôle courant de mouvement de bras. Le fait que ni les perturbations, ni les ajustements produits en réponse à ces perturbations n'aient été consciemment perçus témoigne de la capacité du SNC à contrôler le mouvement indépendamment de la prise de conscience d'une erreur motrice. Nos travaux constituent donc des éléments supplémentaires démontrant l'existence d'un contrôle en temps réel,

automatique, des mouvements d'atteinte manuelle dirigés vers une cible visuelle, sur la base d'informations sensorielles périphériques. Nous nous sommes alors intéressés à ce que serait le contrôle en ligne du mouvement sans aucune des informations sensorielles sur la localisation de la main et de la cible pendant le mouvement.

L'étude 4, réalisée avec une patiente proprioceptivement désafférentée, nous a permis de montrer qu'un contrôle en ligne était possible malgré l'absence de boucles de rétroaction sensorielles périphériques sur la localisation de la main et de la cible. Les ajustements de trajectoire réalisés par la patiente ont été de même grandeur que ceux produits par les sujets contrôles sains, démontrant ainsi la puissance des mécanismes centraux et des représentations internes dans le contrôle en ligne du mouvement. Cependant, la patiente désafférentée a produit des mouvements dont la trajectoire différait de façon remarquable par rapport aux mouvements des sujets sains. Cette différence pourrait provenir de : (i) un problème de coordination entre les articulations de l'épaule et du coude due à l'absence de proprioception (Sainburg et al. 1995) (ii) une stratégie de la patiente pour compenser l'absence de rétroactions sensorielles pendant le mouvement. La récente venue de la patiente qui avait participé à cette étude 4 nous a permis de tester spécifiquement cette dernière hypothèse. Nous avons demandé à la patiente de repasser l'expérience qu'elle avait réalisée il y a près de 2 ans. Nous avons pu observer qu'elle a à nouveau réalisé des trajectoires en forme d'escalier, ce qui permet d'écarter une autre possibilité, celle d'une stratégie « passagère » utilisée lors de cette première expérimentation. Après cette expérience, nous lui avons demandé de nous indiquer ce qu'elle pensait faire en lui présentant deux schémas de trajectoire.

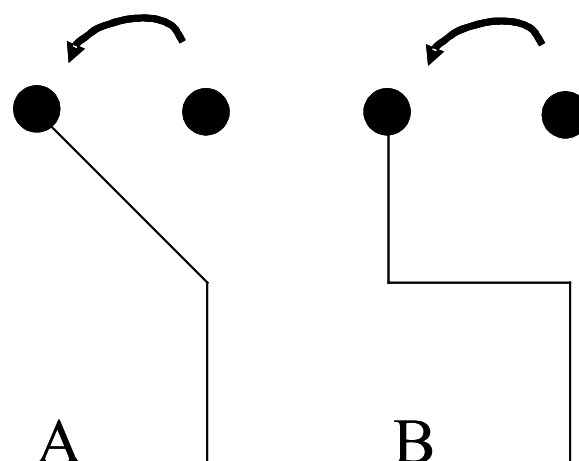


Figure 1 : Schéma présenté à la patiente

La patiente a répondu sans hésitation qu'elle pensait faire des ajustements du type « continu » (Fig. 1A). Lorsque nous lui avons montré les trajectoires qu'elle produisait (figure

4 de l'article 4), la patiente nous a répété qu'elle pensait plutôt réaliser des trajectoires en deux segments, le premier dirigé vers la première cible et le deuxième dirigé vers la seconde cible. Cette récente expérience nous a donc permis d'écarter l'hypothèse d'une stratégie consciente utilisée par la patiente pour atteindre la cible déplacée. Est-il possible que la patiente ait l'intention de produire un type de mouvement et que les processus sensori-moteurs engagés diffèrent finalement de cette intention pour aboutir à un autre type de mouvement ? Bien que cette hypothèse semble improbable, il nous semble difficile de l'exclure définitivement (voir la revue de Frith et al. 2000 à ce sujet). L'hypothèse du problème de coordination souligné par Sainburg et collaborateurs (1993, 1995) demeure cependant une hypothèse plus plausible. Nos résultats suggèrent que l'absence de proprioception est particulièrement handicapante pour la coordination inter-segmentaire lorsque des ajustements importants de trajectoire doivent être réalisés pendant le mouvement.

Récemment, Goodale et al. (2004) ont proposé que la voie ventrale pourrait être impliquée de façon quasi-exclusive au contrôle du mouvement sur la base de représentations, et que la voie dorsale serait impliquée dans le contrôle en temps réel du mouvement, uniquement lorsque la cible est visible. Dans l'étude 4, des ajustements ont été observés à la fois dans les conditions avec cible visible mais aussi non visible. Dans cette dernière condition, les ajustements étaient réalisés sur la base exclusive de représentations, ce qui devrait impliquer la voie ventrale selon Goodale et al. (2004). A l'instar d'un fonctionnement quasi-exclusif comme proposé par ces auteurs, notre étude 4 suggère plutôt que les voies ventrales et dorsales peuvent être toutes deux utilisées pour contrôler en ligne le mouvement, comme a pu le suggérer l'étude de Brenner et Smeets (2003a). En effet, nous avons montré que le contrôle du mouvement sur la base de représentations n'excluait pas la possibilité d'un contrôle en ligne.

Cette étude 4 peut amener un commentaire d'ordre plus général, sur la méthode d'isolation. Lorsqu'une modalité sensorielle n'est pas disponible pour quelque raison que ce soit, le SNC utilise bien sûr toute autre information disponible (Poulton 1981), mais pourrait également chercher à compenser ce manque d'information. Ainsi, lorsque il ne nous est pas possible de voir (par exemple, dans la nuit noire, ou dans le cas de personnes aveugles), il y a de fortes chances que le contrôle du mouvement repose sur les mécanismes proactifs et les boucles de rétroaction basées sur les informations proprioceptives. En ce qui concerne les personnes désafférentées, leur dépendance au sens visuel a été maintes fois démontrée (Blouin et al. 1993b; Cole 1998; Ghez et al. 1995). En mettant une patiente désafférentée dans la « noirceur » totale et en lui demandant d'atteindre une cible mémorisée, nous l'avons mise

dans une situation des plus défavorables. Pourtant, la patiente a pu atteindre une cible « déplacée », même lorsque il n'y avait pas vraiment de réel déplacement comme dans les conditions de cible mémorisée. Nous avons donc pu nous apercevoir des ressources d'un SNC qui peut contrôler en ligne un mouvement sans aucune information sensorielle périphérique, simplement sur la base d'un système de représentations et d'une intention. Ceci indique que la méthode d'isolation ne semble pas être la meilleure des méthodes pour analyser le rôle d'une fonction (pour une discussion plus détaillée, voir Cruse et al. 1990). D'autres processus sont en effet susceptibles d'être utilisés en compensation, ce qui pourrait faire croire à une contribution négligeable de la fonction étudiée. Concernant spécifiquement notre objet d'étude, nous avons vu que supprimer la vision pendant un mouvement pouvait ne pas résulter en une augmentation d'erreurs (e.g. Vercher et al. 1994). De tels résultats expérimentaux ont pu alors laisser supposer une contribution peu importante des signaux visuels relatifs à la localisation de la main. La méthode de perturbation, principalement utilisée dans le cadre de cette thèse, semble être plus à même de renseigner sur le rôle d'une fonction et a permis de mettre en évidence le rôle des boucles de rétroaction visuelles basées sur la localisation de la main, en combinaison avec les signaux proprioceptifs et/ou efférents.

Dans le cadre théorique de ce manuscrit, nous avons vu que, concernant les contributions des informations visuelles et proprioceptives de la main dans le contrôle en ligne du mouvement, les hypothèses présentes dans la littérature avaient un caractère exclusif. Certains auteurs ont en effet proposé que lorsque ces deux informations étaient disponibles, seule la vision était utilisée alors que d'autres ont suggéré que dans une telle situation, la vision n'était pas utilisée, et que les informations proprioceptives ou efférentes étaient utilisées. Les expériences présentées dans la partie expérimentale de cette thèse ont montré que les informations visuelles et proprioceptives relatives à la localisation de la main et de la cible contribuaient au contrôle en ligne des mouvements d'atteinte. Nos travaux expérimentaux nous amènent alors à penser que les boucles de contrôle en ligne (et adaptatif) sont toujours présentes et actives pour un contrôle optimal de nos mouvements. C'est cette circularité continue des boucles informant le SNC qui nous permet de survivre dans notre environnement, avec un comportement moteur qui a évolué pour la finalité de l'espèce, sa survie. Nos processus sensori-moteurs semblent permettre, à tout moment, de contrôler le mouvement de la manière la plus efficace possible, mais nous avons également pu observer les différents effets des contraintes temporelles et spatiales sur le contrôle en ligne du mouvement. Nous avons vu dans le cadre théorique de cette thèse que le SNC était capable de prendre en compte des modifications arrivant pendant le temps de préparation d'un

mouvement en direction d'une cible (Gao et Zelaznik 1991; Georgopoulos et al. 1981; Soechting et al. 1983; van Sonderen et al. 1989) ainsi que pendant la réalisation du mouvement. Ainsi des perturbations perçues grâce au sens proprioceptif ont pu être compensées (Bagesteiro et Sainburg 2003; Coello et al. 1996; Elliott 1999b; Gottlieb 1996; Smeets et al. 1990). Lorsque la perturbation était détectée visuellement, qu'elle concerne la main (Bourdin et al. 2001; Elliott et Allard 1985; Jakobson et Goodale 1989; Saunders et Knill 2003; Smith et Bowen 1980) ou la cible (Boulinguez et al. 2001; Day et Lyon 2000; Desmurget et al. 1999, 2001, sous presse; Johnson et al. 2002; Pélisson et al. 1986; Prablanc et Martin 1992), elle a été prise en compte. L'information permet donc de renseigner de façon très rapide (ce qui devrait impliquer à la fois échantillonnage à haute fréquence, conduction et traitement de l'information rapide) le SNC sur l'état de l'organisme et de l'environnement pour que le comportement moteur soit le plus adapté à la situation.

Une certaine logique aurait pu laisser supposer qu'au fur et à mesure de l'apprentissage, les informations afférentes pourraient être moins utilisées puisque la « programmation » du mouvement serait meilleure. On peut rappeler que Proteau (1992) a proposé une hypothèse inverse ; la théorie de la spécificité de la pratique postule en effet qu'au fur et à mesure de l'apprentissage, les sujets deviennent de plus en plus dépendants de l'information qu'ils ont l'habitude d'utiliser. Notre point de vue est qu'il est probable qu'avec les boucles adaptatives « analysant » continuellement nos mouvements en « interprétant » les réussites et les erreurs, les transformations sensori-motrices soient le plus précises possibles (autrement dit, la fonction de transfert entrée – sortie présente dans le modèle interne serait paramétrée de façon optimale). Ainsi, les commandes motrices seraient optimisées par les boucles adaptatives et seraient relativement précises, ne nécessitant pas de modifications importantes en cours d'exécution. Toutefois, nous suggérons que les informations restent continuellement recueillies et utilisées pour comparer en ligne positions de main et de cible et ainsi produire des ajustements fins de trajectoire. Par exemple, de tels ajustements peuvent être nécessaires lorsque les signaux nerveux utilisés pour initier le mouvement sont « bruités », comme le suggèrent van Beers et al. (2002a). Toutes les informations semblent donc être toujours utilisées, et ces mises à jour continues des représentations internes des positions de main et de cible pourraient être clairement observées dans les cas où des perturbations sont déclenchées par l'expérimentateur. A partir du moment où ces perturbations sont assez grandes et que les contraintes (temporelles, mais également de paramètres du mouvement à contrôler) de la tâche permettent à l'organisme de les mettre en place, l'expérimentateur humain va pouvoir analyser les réponses motrices déclenchées sur la

base de nouvelles informations. Toutefois, soulignons que le contrôle en ligne est toujours présent, même si il n'y a pas de perturbation. Des perturbations ont simplement été utilisées pour être capables de mieux mettre en évidence les boucles de contrôle courant du mouvement.

En fait, nous nous orientons vers un modèle du mouvement où chaque information est prise en compte, selon les capacités physiologiques de l'organisme. Dans ce cadre d'idée, deux informations valent évidemment mieux qu'une, mais cette affirmation qui semble triviale a reçu un large support expérimental récemment, montrant même que ces deux informations valent mieux que la somme des deux (van Beers et al. 1996; Ernst et Banks 2002). De plus, nous suggérons que l'intégration multi-sensorielle qui a bien été mise en évidence pendant la préparation au mouvement (Rossetti et al. 1995; Desmurget et al. 1997; Prablanc et al. 1979b; van Beers et al. 1996) est similaire au processus d'intégration prenant place pendant le mouvement.

Si l'analyse du comportement permet une meilleure compréhension des processus engagés dans la tâche, cette analyse peut être utilisée par la suite pour étudier les bases neurales de ces processus. Ainsi, les travaux de l'Ecole lyonnaise, spécialistes du protocole de double saut, ont montré que le cortex postérieur pariétal jouait un rôle essentiel dans le contrôle en ligne du mouvement sollicité suite à un second saut de cible (Desmurget et al. 1999, 2001; Pisella et al. 2000). Il serait intéressant d'observer si cette même aire corticale est responsable des ajustements réalisés sur la base d'informations relatives à la localisation de la main. Une étude d'Inoue et al. (1998) ne semble pas supporter une telle hypothèse. Utilisant la méthode de tomographie par émission de positrons, les auteurs ont contrasté des conditions de vision et non vision de la main et ont observé que « the supramarginal cortex, the premotor cortex, the posterior cingulate cortex [...] and the cerebellum are involved in integrating visual feedback of hand movements and execution of accurate pointing » (P 117). Cependant, sachant que dans cette étude, du matériel vidéo et un protocole de vision / non vision ont été utilisés, le contrôle en ligne sur la base du feedback visuel de la main en mouvement pourrait être étudié différemment pour toutes les raisons déjà évoquées. De plus, Debaere et al. (2003) ont montré dans une tâche de coordination bimanuelle une activation supérieure du cortex pariétal postérieur avec feedback visuel de la main par rapport à sans ce feedback. Les études de Graziano (Graziano 1999 ; Graziano et al. 2000) ont également montré comment des neurones du cortex pariétal déchargeaient à la fois pour la sensation proprioceptive de la position du bras et pour la vision du bras, même si ces informations devaient être quelque peu discordantes puisqu'un « faux bras », situé à une position différente du vrai bras, était utilisé.

Cette étude suggère donc que la combinaison des informations visuelles et proprioceptives de localisation de main pourrait bien être effectuée dans le cortex pariétal, à la fois en conditions statique et dynamique.

Concernant le processus de localisation de la main, on peut tout de même se poser les questions de savoir (i) comment peut-on contrôler en ligne un mouvement sur la base d'afférences sensorielles périphériques que le SNC reçoit avec un délai certes réduit mais non nul, (ii) comment peuvent être combinées les informations visuelles et proprioceptives (et efférentes) si les latences des boucles afférentes ne sont pas strictement égales. Ainsi, pour une main à une position à un instant t donné durant un mouvement, le SNC ne reçoit l'information proprioceptive de localisation de main qu'après un délai dp . Selon le même raisonnement, le SNC reçoit l'information visuelle avec un délai dv . Si dv et dp sont strictement égaux, alors le SNC peut réaliser une combinaison cohérente de deux informations de localisation de la main à l'instant t . On peut noter cependant que dans le cas de modifications de trajectoire à produire, le SNC va devoir envoyer des commandes motrices sur la base d'informations ne donnant pas la localisation de la main au moment où les commandes motrices vont être générées. Il est possible que ces modifications soient donc élaborées sur la base d'une prédiction de là où serait la main lorsque ces commandes motrices commenceraient à s'exprimer. C'est ce que suggère les résultats des sujets contrôles de l'étude 4 qui ont réalisé des ajustements directs vers la cible déplacée.

Le problème semble se compliquer encore un peu plus si les délais dv et dp sont différents. Faisons l'hypothèse que dp est plus court que dv . Dans ce cas, le SNC reçoit à un certain moment m des informations datant de $m - dv$ dans le cas d'informations visuelles et datant de $m - dp$ pour des informations proprioceptives. Le SNC recevrait donc en même temps des informations de localisation de main n'ayant pas été prélevées au même instant. Une proposition de solution à ce problème pourrait être inférée de l'article de Miall et al. (1993), selon qui un modèle interne du système moteur pourrait, grâce notamment à la connaissance de tels délais, permettre la combinaison d'informations différant de par leurs caractéristiques temporelles (e.g. informations afférentes et copie d'efférence). Ces considérations nous conduisent à penser qu'un modèle interne capable de réaliser de nombreuses prédictions, estimations et autres simulations, représente un concept séduisant en réponse à un tel problème. Toutefois, bien que ce concept de modèle interne représente un moyen de répondre à de nombreuses questions, tout comme le concept de programme moteur, il sera difficile d'en démontrer l'existence, même si le réseau de neurones formé par le

complexe pariéto-cérébelleux pourrait avoir un rôle comparable à ce modèle interne (Miall et al. 1993; Prablanc et al. 2003; Sabes 2000).

Enfin, la mise en évidence de l'utilisation des informations relatives à la position de la main dans nos études 1, 2 et 3, pourrait être un élément supportant la théorie d'un codage vectoriel du mouvement, en opposition à la théorie du point de l'équilibre. En effet, un peu comme Rossetti et al. (1995) avaient utilisé l'argument que si une manipulation sur la perception de la localisation de la main affecte la précision finale du mouvement, l'hypothèse du codage vectoriel est supportée, nos travaux montrent que les informations de localisation de main influencent la trajectoire du mouvement (si les contraintes de la tâche le permettent) et appuient donc la thèse du codage vectoriel. Il est cependant possible que le codage vectoriel et le codage en position finale représentent deux stratégies non exclusives, expliquant par là les preuves expérimentales supportant chacun de ces influents courants de pensée. Il importe alors d'identifier clairement les conditions de mise en œuvre de ces deux « stratégies ».

Ce travail de compréhension du contrôle moteur à un niveau fondamental peut-il être utilisé pour des applications ?

L'exemple de la téléopération

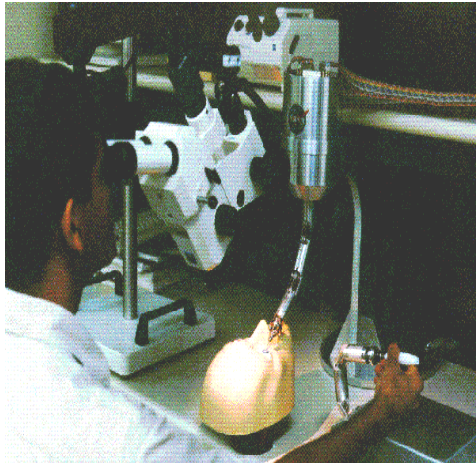
L'Homme a développé depuis des siècles une expertise certaine dans le contrôle du mouvement. Il y a toutefois des situations où la manipulation directe d'un objet s'avère impossible ou potentiellement dangereuse. Le concept de télémanipulation dans le cadre de la médecine a été développé afin de permettre à l'Homme d'intervenir dans des milieux difficilement accessibles, avec des assurances sanitaires optimales. Aux débuts de la téléchirurgie, il y a 15 ans environ, une légère incision était pratiquée pour introduire une mini-caméra représentant l'œil du chirurgien. Puis des instruments articulés ont également été introduits par de petites incisions pour saisir, couper et suturer des tissus. Depuis 1996, grâce à la chirurgie assistée par ordinateur, les gestes du chirurgien sont détectés puis transmis à un robot télémanipulé qui réalise l'intervention chirurgicale. Grâce aux techniques modernes de chirurgie mini-invasive, les patients peuvent être opérés à travers de petites incisions plutôt que de larges ouvertures.

Les avantages majeurs de la téléchirurgie sont la meilleure visualisation de la zone d'intervention (zoom de la caméra), la récupération plus rapide des patients (en particulier en chirurgie cardiaque) et la diminution du risque d'infection. Durant ce type d'opération le chirurgien est assis confortablement dans un fauteuil, ce qui lui permet d'éviter les gestes imprécis dus à la fatigue. Ce système, outre le confort qu'il apporte, permet d'affiner les gestes du chirurgien, devenu téléopérateur : il filtre les éventuels tremblements et permet une meilleure précision en donnant la possibilité d'amplifier les mouvements du chirurgien par rapport aux mouvements des instruments télémanipulés. L'«opération Lindbergh»¹¹ a démontré la faisabilité d'un acte chirurgical à distance, en toute sécurité.

Cependant, l'avènement des techniques de téléchirurgie n'est pas sans introduire de nouveaux problèmes aux chirurgiens (pour une revue, Pennel et al. 2002b). L'un d'entre eux concerne la sensation de conflit ressentie par le chirurgien entre l'image de ses mouvements qui est grossie par la caméra et les sensations que le chirurgien reçoit de ses propres mouvements par les afférences proprioceptives. Le problème de délai temporel entre la réalisation effective du mouvement et sa retransmission sur l'écran peut également être à

¹¹ Cette première opération « transatlantique » en télé-chirurgie fut réalisée à New York le 7 septembre 2001 par le Pr Marescaux qui opéra de la vésicule biliaire une patiente se trouvant à Strasbourg.

l'origine de tels conflits visuo-proprioceptifs. Ces conflits représentent un véritable risque potentiel pour le patient, puisqu'ils peuvent être à l'origine d'erreurs dans le contrôle du mouvement. Le chirurgien doit alors reporter une grande partie de son attention sur le contrôle des instruments télémanipulés (voir Illustrations 1 et 2 ci-dessous), impliquant une diminution des ressources attentionnelles orientées sur les aspects purement médicaux de l'acte chirurgical (Pennel et al. 2002a).



Exemple de robot télémanipulé →



A ce jour, très peu d'informations sont disponibles sur l'importance relative des informations visuelles et proprioceptives relative à la position de la main dans le contrôle du mouvement. Il y a donc un manque d'informations qui est particulièrement notoire lors de situations où un conflit existe entre la position de la main de l'opérateur et le retour visuel qu'il en reçoit. Les études réalisées dans le cadre cette thèse pourraient répondre à certaines interrogations portant sur l'utilisation des informations visuelles et proprioceptives pour coder la position de la main lors de situations de conflit visuo-proprioceptif. Nos résultats ont montré que pour contrôler la direction du geste, un opérateur humain pouvait utiliser l'information visuelle de sa main avec des délais très courts (moins de 300 ms) mais que l'information proprioceptive était également utilisée. Les contributions respectives des ces deux sources d'information pour le codage de la position de la main ont pu être déterminées, soit 45% pour la vision et 55% pour la proprioception. Alors que l'hypothèse d'un contrôle

basé uniquement sur l'information visuelle de la main semblait logique, nos recherches ont montré une importante contribution du sens proprioceptif. Cette contribution significative serait à l'origine des conflits visuo-proprioceptifs. De plus, les résultats de notre première étude ont démontré l'importance de l'information visuelle relative à la position de la cible à atteindre. Ceci suggère donc qu'en toutes circonstances, l'opérateur devrait être en mesure de voir l'information visuelle relative à sa main ainsi que la cible à atteindre (impliquant par exemple une gestion semi-automatique du zoom de la caméra).

La téléopération dans le cadre militaire

Le contrôle de systèmes téléportés permet également au personnel militaire d'agir dans des environnements dits à risques ou inadaptés à l'Homme. Ainsi la main peut être utilisée non plus pour atteindre ou manipuler directement l'objet d'intérêt mais plutôt pour actionner des systèmes qui interagissent avec l'environnement. Ceux-ci sont asservis soit directement aux mouvements d'un opérateur équipé d'un système d'enregistrement du mouvement, soit indirectement grâce à des leviers de commande sur lesquels agit l'opérateur (cas de robots télécommandés, tir à vision déportée dans le cadre de l'utilisation du système Félin). Or dans ce type de télé-opérations, les déplacements effectués par l'opérateur sont rarement reproduits de façon exacte (dans le temps et dans l'espace) par le système sur lequel il agit. L'opérateur peut donc faire face à des conflits entre les informations qu'il reçoit de ses mouvements propres (par la vision et le sens de la position) et celles provenant des déplacements du système télé-opéré (perçus généralement grâce à la vision).

Comme nous l'avons déjà dit, très peu d'informations sont disponibles sur l'importance relative des informations concernant les positions de la main et de l'objet à atteindre dans le contrôle en ligne des mouvements, particulièrement lors de situations dans lesquelles la cible à atteindre bouge ou lorsqu'un conflit existe entre la position de la main de l'opérateur et le retour visuel qu'il en reçoit.

Un travail de réflexion et de recherche en collaboration avec l'armée pourrait être envisagé pour tenter d'augmenter l'importance des informations concernant les positions de la main et de la cible à atteindre (vision ou proprioception) dans le contrôle des mouvements (sans réduire l'importance de l'autre) et ainsi améliorer la performance des opérateurs. Un tel projet pourrait apporter de nouvelles données pour optimiser la préparation des militaires. Enfin, ces études devraient permettre de mieux appréhender la résolution de conflits sensoriels qui peuvent être rencontrés lors de l'utilisation de systèmes interactifs. Nous

pourrions déterminer notamment si le fait de recevoir uniquement l'information visuelle d'un objet télémanipulé peut garantir un niveau de performance satisfaisant (précision, vitesse d'exécution) ou si un retour d'information proprioceptif (du type retour de force) serait bénéfique. La durée de la période d'adaptation (apprentissage) du fantassin du futur pour réaliser de tels actes pourrait alors être évaluée.

Conclusion

Nous avons vu dans le cadre théorique que les méthodes d'isolation principalement utilisées pour étudier la contribution des informations de localisation de main au contrôle en ligne des mouvements de bras n'ont pas permis de tirer des conclusions définitives. La méthodologie que nous avons utilisée a permis de montrer que ces informations pouvaient être prises en compte même pour des mouvements très rapides. Ainsi, en accord avec l'article de Brenner et Smeets (1995), nous aimerions proposer qu'on ne peut qu'exceptionnellement parler de mouvements balistiques pour des mouvements d'atteinte manuelle. L'adjectif balistique, illustrant l'idée qu'une fois un projectile « libéré », plus aucun contrôle n'est possible sur celui-ci, ne peut s'appliquer sur des mouvements de bras même si ceux-ci sont extrêmement rapides comme dans le cas de certaines études présentées (Bard et al. 1985 ; Blouin et al. 1993c). Les études présentées dans la section 3 du cadre théorique ainsi que les études 1, 2, 3 et 4 sur le contrôle en ligne du mouvement ont montré que les informations de localisation de cible et de main pouvaient toutes être utilisées rapidement dans le but d'assurer la précision optimale des mouvements d'atteinte manuelle.

Cependant, nous avons également montré que les informations visuelles de localisation de main ne peuvent être utilisées, dans le cadre de mouvements rapides tels que ceux étudiés, que si l'amplitude du mouvement n'a pas à être contrôlée. Nos études ont donc mis en évidence des processus de rétrocontrôle différant selon le paramètre amplitude/direction à contrôler.

Perspectives

A l'origine de cette thèse, des questions demeuraient sans réponse. Nous avons initialement planifié un projet de thèse pour répondre à certaines de ces questions, et au fil des expériences et des résultats obtenus, d'autres questions nous sont apparues, conduisant à l'élaboration d'autres investigations. Un parallèle peut en cela être établi entre la démarche expérimentale et les mouvements d'atteinte manuelle, en ce sens où une partie de la « trajectoire » est certes planifiée, mais aussi certains ajustements en ligne interviennent inmanquablement en cours d'exécution. Dans la première étude présentée dans la partie expérimentale de cette thèse, nous avons souhaité comparer l'utilisation des informations visuelles de localisation de main et de cible dans le contrôle en ligne du mouvement. Nous avons pu observer l'importance accordée à l'information visuelle de localisation de cible dans cette tâche. Les études 2 et 3 ont cependant montré que la contrainte d'amplitude représentait un facteur limitant

l'utilisation en ligne d'informations visuelles relatives à la localisation de la main. Il serait intéressant de comparer l'utilisation des informations visuelles de localisation de main et de cible dans une tâche où seule la direction du mouvement à contrôler, i.e. dans une tâche où le feedback visuel de la main pourrait être utilisé en ligne. Une autre façon de tester le traitement de ces deux informations visuelles serait de déclencher dans un même essai, en même temps, à la fois un déplacement de cible et un déplacement de la diode représentant la main. Dans le cas où ces deux déplacements seraient réalisés exactement de la même manière (même amplitude, même direction), le mouvement du sujet ne devrait pas être influencé par ces changements, qui en quelque sorte s'annuleraient. Cependant, si une information visuelle (celle de la cible par exemple) était traitée plus rapidement que l'autre, une déviation de trajectoire de la main vers la cible devrait apparaître.

De façon intéressante, nous avons observé dans l'étude 2 qu'il n'y avait pas d'effet du temps de mouvement, lorsque celui-ci est compris globalement entre 200 et 500 ms, sur le contrôle en ligne de la direction du mouvement sur la base de l'information visuelle de localisation de main. En fait, les sujets ont modifié la trajectoire de leur mouvement de la même manière. Etudier différentes classes de temps de mouvement aussi différentes que 250-500 ms et 750-1000 ms pourrait cependant révéler un contrôle en ligne différent, que ce soit pour le contrôle en ligne de la direction du mouvement (étude 2) ou de l'amplitude et de la direction (étude 1 et 3). Ainsi, notre hypothèse est que la contribution de l'information visuelle de la main pourrait augmenter avec l'augmentation du temps du mouvement, supportant l'hypothèse de capture visuelle proposée par Hay et al. (1965). Le fait que les mouvements rapides soient sous-tendus plutôt par des processus sensori-moteurs alors que des mouvements plus lents soient également influencés par des processus cognitifs pourrait être à l'origine de tels résultats, notre postulat étant que la capture visuelle se ferait à un niveau cognitif. Outre ces contraintes temporelles, il serait bon d'étudier dans une seule expérience l'effet de différentes tâches (contrainte d'amplitude et direction, contrainte directionnelle uniquement, contrainte d'amplitude uniquement) pour mieux comprendre le contrôle en ligne du mouvement sur la base des informations de localisation de main.

Il serait également intéressant d'étudier le degré d'automatisme des boucles de rétroaction basées sur l'information visuelle de localisation de main dans le contrôle en ligne des mouvements rapides des membres supérieurs. Ceci pourrait être fait en demandant aux sujets d'atteindre une cible avec la main « proprioceptive » dans une condition où des changements perçus de l'information visuelle relative à la position de la main seraient réalisés à l'initiation du mouvement. Dans ces conditions, les participants ne devraient pas utiliser

l'information visuelle de la main, en utilisant la perception consciente de la modification de l'information visuelle ou en tâchant de volontairement ignorer cette information visuelle biaisée, pour que la main « proprioceptive » atteigne précisément la cible. Une déviation du mouvement de bras rapprochant l'information visuelle de la main vers la cible ferait apparaître le caractère automatique des ajustements de mouvements de bras produits sur la base de l'information visuelle de position de main.

Enfin, le modèle que nous avons proposé fait clairement état d'un processus de localisation continu de comparaison entre les positions de la main et de la cible, et il serait plus simple de penser que ce soit le même qui permette de planifier ou de contrôler en ligne les mouvements de bras, un point de vue qui s'opposerait à celui de Glover et Dixon (2002). De plus, les informations visuelles et proprioceptives relatives à la localisation de la main ne seraient pas utilisées selon un mode exclusif mais plutôt selon une combinaison. Un tel point de vue ne semble pas être en accord avec les récentes propositions de Sober et Sabes (2003) ou de Sainburg et al. (2003) stipulant que vision et proprioception pourraient être spécifiquement impliquées dans des étapes bien distinctes de la planification de l'amplitude et de la direction des mouvements d'atteinte. Il serait intéressant de confronter notre modèle à ceux des auteurs précités pour avancer dans la compréhension du contrôle du mouvement.

Références

- Abahnini K, Proteau L, Temprado JJ (1997) Evidence supporting the role of peripheral visual information for the directional control of aiming movement. *J Mot Behav* 29, 230-242
- Abahnini K, Proteau L (1999) The role of peripheral and central visual information for the directional control of manual aiming movements. *Can J Psychol* 53:160-175
- Abrams RA, Meyer DE, Kornblum S (1990) Eye-hand coordination : oculomotor control in rapid aimed limb movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 16:248-67
- Adams JA (1971) A closed-loop theory of motor learning. *J Mot Behav* 3:111-149
- Allum JH (1975) Responses to load disturbances in human shoulder muscles: the hypothesis that one component is a pulse test information signal. *Exp Brain Res* 27:307-326
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J (1997) Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci* 20:303-330
- Bagesteiro LB, Sainburg RL (2003) Nondominant arm advantages in load compensation during rapid elbow joint movements. *J Neurophysiol* 90:1503-1513
- Bahill AT, Stark L (1979) The trajectories of saccadic eye movements. *Scientific American* 240:108-117
- Bard C, Hay L, Fleury M (1985) Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Can J Psychol* 39:151-161
- Bard C, Paillard J, Fleury M, Hay L, Larue J (1990) Positional versus directional control loops in visuomotor pointing. *Cahiers de Psychologie Cognitive* 10:145-156
- Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O (1999) Deafferentation and pointing with visual double step perturbations. *Exp Brain Res* 125:410-416
- Barrett NC, Glencross DJ. Response amendments during manual aiming movements to double-step targets. *Acta Psychol (Amst)* 70:205-217
- Bastian AJ, Martin AT, Keating JG, Thach WT (1996) Cerebellar ataxia : abnormal control of interaction torques across multiple joints. *J Neurophysiol* 76:492-509
- Beaubaton D, Hay L (1986) Contribution of visual information to feedforward and feedback processes in rapid pointing movements. *Hum Mov Sci* 5:19-34.
- Becker W (1989) Metrics. In: Wurtz RH, Goldberg ME (eds) *The neurobiology of saccadic eye movements*, ch 2 (pp13-67). Elsevier, Amsterdam.
- Bédard P, Proteau L (2001) On the role of static and dynamic visual afferent information in goal-directed aiming movements. *Exp Brain Res* 138:419-431
- Beggs WD, Howarth CI (1970) Movement control in a repetitive motor task. *Nature* 225:752-753
- Berkinblit MB, Fookson OI, Smetanin B, Adamovich SV, Poizner H (1995) The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Exp Brain Res* 107:326-330
- Bernstein N (1967) *The coordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon Press.
- Berthoz A (1997) *Le sens du mouvement*. Paris.

- Biguer B, Jeannerod M, Prablanc C (1982) The coordination of eye, head and arm movements during reaching at a single visual target. *Exp Brain Res* 46:301-304.
- Bizzi E, Accornero N, Chapple W, Hogan N (1984) Posture control and trajectory formation during arm movement. *J Neurosci* 4:2738-2744
- Blouin J (2003) Codage de la position des objets dans l'espace de préhension/ contribution des signaux rétinien, proprioceptifs et vestibulaires. Habilitation à Diriger des Recherches, Université de la Méditerranée
- Blouin J, Amade N, Vercher J-L, Teasdale N, Gauthier GM (2002) Visual signals contribute to the coding of gaze direction. *Exp Brain Res* 144:281-292
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Fleury M (1993a) On-line versus off-line control of rapid aiming movements. *J Mot Behav* 25:275-279
- Blouin J, Bard C, Teasdale N, Paillard J, Fleury M, Forget R, Lamarre Y (1993b) Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 93:324-331
- Blouin J, Bresciani JP, Gauthier GM (2004) Shifts in the retinal image of a visual scene during saccades contribute to the perception of reached gaze direction in humans. *Neurosci Lett* 26:29-32
- Blouin J, Bridgeman B, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995a) Visual stability with goal-directed eye and arm movements toward a target displaced during saccadic suppression. *Psychol Res* 58:169-176
- Blouin J, Gauthier GM, Vercher J-L (1995c) Internal representation of gaze direction with and without retinal inputs in man. *Neurosci Lett* 183:187-189
- Blouin J, Gauthier GM, Vercher J-L, Cole J (1996) The relative contribution of retinal and extraretinal signals in determining the accuracy of reaching movements in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 109:148-153
- Blouin J, Okada T, Wolsley C, Bronstein A (1998) Encoding target-trunk relative position: cervical versus vestibular contribution. *Exp Brain Res* 122:101-107
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1993c) Directional control of rapid arm movements : the role of the kinetic visual feedback system. *Can J Exp Psychol* 47:678-696
- Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M (1995b) Control of rapid arm movements when target position is altered during saccadic suppression. *J Motor Behav* 27:114-122
- Bonnard M, Camus M, de Graaf J, Pailhous J (2003) Direct evidence for a binding between cognitive and motor functions in humans: a TMS study. *J Cogn Neurosci* 15:1207-1216
- Bonnard M, Pailhous J (1999) Contribution of proprioceptive information to preferred versus constrained space-time behavior in rhythmical movements. *Exp Brain Res* 128:568-572
- Bonnefoi-Kyriacou B, Legallet E, Lee RG, Trouche E (1998) Spatio-temporal and kinematic analysis of pointing movements performed by cerebellar patients with limb ataxia. *Exp Brain Res* 119:460-466
- Bonnet M, Requin J, Stelmach GE (1982) Specification of direction and extent in motor programming. *Bulletin of the Psychonomic Society* 19:31-34
- Bootsma RJ, van Wieringen PCW (1990) Timing an attacking forehand drive in table tennis. *J*

- Exp Psychol Hum Percept Perform 16:21-29
- Boulinguez P, Blouin J, Nougier, V (2001) The gap effect for eye and hand movements in double-step pointing. *Exp Brain Res* 138:352-358
- Boulinguez P, Nougier V (1999) Control of goal-directed movements: the contribution of orienting of visual attention and motor preparation. *Acta Psychol (Amst)* 103:21-45
- Bourdin C, Gauthier GM, Blouin J, Vercher J-L (2001) Visual feedback of the moving arm allows complete adaptation of pointing movements to centrifugal and Coriolis forces. *Neurosci Lett* 301:25-28
- Brenner E, Smeets JB (1995) The visual guidance of ballistic arm movements. In : Mergner, T, Hlavacka F (eds) *Multisensory control of posture* (pp 191-197). Plenum Press, New York
- Brenner E, Smeets JB (2003a) Perceptual requirements for fast manual responses. *Exp Brain Res* 153:246-52
- Brenner E, Smeets JB (2003b) Fast corrections of movements with a computer mouse. *Spat Vis* 16:365-76
- Brenner E, Smeets JB (sous presse) Colour vision can contribute to fast corrections of arm movements. *Exp Brain Res*
- Bresciani JP, Blouin J, Popov K, Bourdin C, Sarlegna F, Vercher JL, Gauthier GM (2002a) Galvanic vestibular stimulation produces online arm movement deviations when reaching towards memorized visual targets. *Neurosci Lett* 318:34-38
- Bresciani JP, Blouin J, Popov K, Sarlegna F, Bourdin C, Vercher J-L, Gauthier GM (2002b) Vestibular signals contributes to the online control of goal-directed arm movements. *Current Psychology of Cognition / Cahiers de Psychologie Cognitive* 21:263-280
- Bresciani JP, Blouin J, Sarlegna F, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM (2002c) On-line versus off-line vestibular evoked control of goal-directed arm movements. *NeuroReport* 13:1563-1566
- Bridgeman B, Lewis S, Heit G, Nagle M (1979) Relation between cognitive and motor-oriented systems of visual position perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 5:692-700
- Bridgeman B, Stark L (1991) Ocular proprioception and efference copy in registering visual direction. *Vis Res* 31:1903-1913
- Bridgeman B, Peery S, Anand S (1997) Interaction of cognitive and sensorimotor maps. *Percept Psychophys* 59:456-469
- Bridgeman B, Vanderheijden AHC, Velichkovsky BM (1994) A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behav Brain Sci* 17:247-258
- Brindley GS, Merton PA (1960) The absence of position sense in the human eye. *J Physiol Lond* 153:127-130
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL (2003) Limb position drift: implications for control of posture and movement. *J Neurophysiol* 90:3105-3118
- Buisseret P (1988) Structures et innervation sensorielle des muscles extraoculaires. *Agressologie* 29:643-648
- Capaday C, Cooke JD (1981) The effects of muscle vibration on the attainment of intended

- final position during voluntary human arm movements. *Exp Brain Res* 42:228-230
- Carlton LG (1981a) Processing visual feedback information for movement control. *J Exp Psychol* 7:1019-1030
- Carlton LG (1981b) Visual information: the control of aiming movements. *Q J Exp Psychol* 33:87-93
- Carlton LG (1992) Visual processing time and t(he control of movement. In: Proteau L, Elliott D (eds) *Vision and Motor Control* (pp 3-31). New York: Elsevier Science Publishers.
- Carlton MJ (1983) Amending movements: the relationship between degree of mechanical disturbance and outcome accuracy. *J Mot Behav* 15:39-62
- Chernikoff R, Taylor F (1952) Reaction time to kinaesthetic stimulation resulting from sudden arm displacement. *J Exp Psychol* 43:1-8
- Clower DM, Boussaoud D (2000) Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *J Neurophysiol* 84:2703-2708
- Coello Y, Grealy M (1997) Effect of size and frame of visual field on the accuracy of an aiming movement. *Perception* 26:287-300
- Coello Y, Orliaget JP, Prablanc C (1996) Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: a prospective paradigm for motor control study. *Neuropsychologia* 34:879-892
- Coello Y, Richaud S, Magne P, Rossetti Y (2003) Vision for spatial perception and vision for action : a dissociation between the left-right and near-far dimensions. *Neuropsychologia* 41:622-633
- Cohen YE, Andersen RA (2002) A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nat Rev Neurosci* 3:553-62.
- Cole JD (1998) Rehabilitation after sensory neuronopathy syndrome. *J Roy Soc Med* 91:30-32
- Cole JD, Paillard J (1995) *The Body and the Self*. MIT Press.
- Connolly JD, Goodale MA (1999) The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 125:281-286
- Conti P, Beaubaton D (1976) Utilisation des informations visuelles dans le contrôle du mouvement: étude de la précision des pointages chez l'homme. *Le Travail Humain* 39:19-32
- Cooke JD (1980) The role of stretch reflexes during active movements. *Brain Res* 13:493-497
- Cooke JD, Diggles VA (1984) Rapid error correction during human arm movements: evidence for central monitoring. *J Mot Behav* 16:348-363
- Connolly JD, Goodale MA (1999) The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 125:281-286
- Cordo PJ (1990) Kinesthetic control of a multijoint movement sequence. *J Neurophysiol* 63:161-172
- Cordo P, Carlton L, Bevan L, Carlton M, Kerr GK (1994) Proprioceptive coordination of movement sequences: role of velocity and position information. *J Neurophysiol*

71:1848-1861

- Cordo P, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK (1995) Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *J Neurophysiol* 74:1675-1688
- Cordo PJ, Gurfinkel VS, Levik Y (2000) Position sense during imperceptibly slow movements. *Exp Brain Res* 132:1-9
- Crago PE, Houk JC, Hasan Z (1976) Regulatory actions of human stretch reflex. *J Neurophysiol* 39:925-935
- Craske B (1977) Perception of impossible limb positions induced by tendon vibration. *Science* 1:71-73
- Crossman ERFW, Goodeve PJ (1983) Feedback control of hand movement and Fitt's law. *Q J Exp Psychol* 35:251-278
- Cruse H, Dean J, Heuer H, Schmidt RA (1990) Utilization of sensory information for motor control. In: Neumann O, Prinz W (eds) *Relationships between perception and action*, pp 43-79. Berlin: Springer-Verlag.
- Crutcher MD, Russo S, Ye S, Backus D (sous presse) Target-, limb-, and context-dependent neural activity in the cingulate and supplementary motor areas of the monkey. *Exp Brain Res*
- Day BL, Marsden CD (1982) Accurate repositioning of the human thumb against unpredictable dynamic loads is dependent upon peripheral feed-back. *J.Physiol.Lond* 327:393-407
- Day BL, Thompson PD, Harding AE, Marsden CD (1998) Influence of vision on upper limb reaching movements in patients with cerebellar ataxia. *Brain* 121:357-372
- Day BL, Brown P (1998) Evidence for subcortical involvement in the visual control of human reaching. *Brain* 124:1832-1840
- Day BL, Lyon IN (2000) Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp Brain Res* 130:159-168
- De Vallois RL, De Vallois KK (1990) *Spatial vision*. Oxford : Clarendon Press/Oxford University Press.
- Debaere F, Wenderoth N, Sunaert S, van Hecke P, Swinnen SP (2003) Internal vs external generation of movements : differential neural pathways involved in bimanual coordination performed in the presence or absence of augmented visual feedback. *Neuroimage* 19:764-776
- Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 2:563-567
- Desmurget M, Gaveau V, Vindras P, Turner RS, Broussolle E, Thobois S (sous presse) On-line motor control in patients with Parkinson's disease. *Brain*
- Desmurget M, Grafton S (2000) Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 4:423-431
- Desmurget M, Grafton ST, Vindras P, Gréa H, Turner RS (2003a) The basal ganglia network mediates the planning of movement amplitude. *Eur J Neurosci* 19:2871-2880

- Desmurget M, Grafton ST, Vindras P, Gréa H, Turner RS (2003b) Basal ganglia network mediates the control of movement amplitude. *Exp Brain Res* 153:197-209
- Desmurget M, Gréa H, Grethe JS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (2001) Functional Anatomy of Nonvisual Feedback Loops during Reaching: A Positron Emission Tomography Study. *J Neurosci* 21:2919-2928
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach G, Jeannerod M (1995) Representation of and position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol* 73:262-272
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C (1997) Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res* 115:180-186
- Desmurget M, Pélisson D, Rossetti Y, Prablanc C (1998) From eye to hand: planning goal-directed movements. *Neurosci Biobehav Rev* 22:761-788
- Desmurget M, Vindras P, Gréa H, Viviani P, Grafton ST (2000) Proprioception does not quickly drift during visual occlusion. *Exp Brain Res* 134:363-377
- Deubel H, Wolf W, Hauske G (1982) Corrective saccades: effect of shifting the saccade goal. *Vis Res* 22:353-364
- Di Stefano JJ, Stubberud AR, Williams IJ (1967) Theory and problems of feedback and control systems. Schaum Publishing Company
- Diedrichsen J, Nambisan R, Kennerley SW, Ivry RB (2004) Independent on-line control of the two hands during bimanual reaching. *Eur J Neurosci* 19:1643-1652
- Donders FC (1868) On the speed of mental processes. In: Koster WG (ed) *Attention and Performance II*. Amsterdam: North Holland 1969
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1992) The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255:90-92
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1998) Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol* 79:126-136
- Elliott D (1986) Continuous Visual Information May Be Important After All : A Failure To Replicate Thomson (1983). *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 12:388-391
- Elliott D (1988) The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Can J Psychol* 42:57-68
- Elliott D (1992) Intermittent versus continuous control of manual aiming movements. In: Proteau L, Elliott D (eds) *Vision and Motor Control* (pp 3-31). New York: Elsevier Science Publishers.
- Elliott D, Allard F (1985) The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *Q J Exp Psychol* 37:407-425
- Elliott D, Binsted G, Heath M (1999a) The control of goal-directed limb movements: correcting errors in the trajectory. *Hum Mov Sci* 18:12-136
- Elliott D, Heath M, Binsted G, Ricker KL, Roy EA, Chua R (1999b) Goal-directed aiming: correcting a force-specification error with the right and left hands. *J Mot Behav* 31:309-324

- Enright JT (1995) The non-visual impact of eye orientation on eye-hand coordination. *Vision Res* 35:1611-1618
- Ernst MO, Banks MS (2002) Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415:429-433
- Fecteau JH, Chua R, Franks I, Enns JT (2001) Visual awareness and the on-line modification of action. *Can J Exp Psychol* 55:104-110
- Feldman AG, Latash ML (1982) Inversions of vibration-induced senso-motor events caused by supraspinal influences in man. *Neurosci Lett* 31:147-151
- Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47:381-391
- Fleury M, Bard C, Audiffren M, Teasdale N, Blouin J (1994) The attentional cost of amplitude and directional requirements when pointing to targets. *Q J Exp Psychol* 47:481-495
- Forget R, Lamarre Y (1987) Rapid elbow flexion in the absence of proprioceptive and cutaneous feedback. *Hum Neurobiol* 6:27-37
- Fourneret P, Jeannerod M (1998) Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. *Neuropsychologia* 36:1133-1140
- Fourneret P, Paillard J, Lamarre Y, Cole J, Jeannerod M (2002) Lack of conscious recognition of one's own actions in a haptically deafferented patient. *Neuroreport* 25:541-547
- Frith CD, Blakemore SJ, Wolpert DM (2000) Abnormalities in the awareness and control of action. *Phil Trans R Soc Lond* 355:1771-1788
- Fu QG, Flament D, Coltz JD, Ebner TJ (1995) Temporal encoding of movement kinematics in the discharge of primate primary motor and premotor neurons. *J Neurophysiol* 73:836-854
- Fu QG, Suarez JJ, Ebner TJ (1993) Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol* 70:2097-2116
- Gandevia SC, Burke D (1992) Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements? *Behavioural Brain Research* 15:614-632
- Gao L, Zelaznik HN (1991) The modification of an already-programmed response: a new interpretation of Henry and Harrison (1961). *J Mot Behav* 23:221-223
- Garrett JB, Wallace B (1975) A novel test of hypnotic anesthesia. *Int J Clin Exp Hypn*. 23:139-149
- Gauthier GM, Mussa Ivaldi F (1988) Oculo-manual tracking of visual targets in monkeys: role of the arm afferent information in the control of arm and eye movements. *Exp Brain Res* 73:138-154
- Gauthier GM, Nommay D, Vercher J-L (1990) Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man. *Brain* 113:1857-1871
- Gauthier GM, Nommay D, Vercher J-L (1990) The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science* 249:58-61
- Gauthier GM, Vercher J-L, Blouin J (1995) Egocentric visual target position and velocity coding: role of ocular muscle proprioception. *Ann Biomed Engineering* 23:423-435

- Gaveau V, Martin O, Prablanc C, Pelisson D, Urquizar C, Desmurget M (2003) On-line modification of saccadic eye movements by retinal signals. *Neuroreport* 6:875-878
- Georgopoulos AP, DeLong MR, Crutcher MD (1983) Relations between parameters of step-tracking movements and single cell discharge in the globus pallidus and subthalamic nucleus of the behaving monkey. *J Neurosci* 3:1586-1598
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Massey JT (1981) Spatial trajectories and reaction times of aimed movements: effects of practice, uncertainty, and change in target location. *J Neurophysiol* 4:725-743
- Georgopoulos AP, Kettner RE, Schwartz AB (1988) Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space II: coding of the direction of movement by a neuronal population. *J Neurosci* 8:2928-2937
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE (1986) Neuronal population coding of movement direction. *Science* 233:1416-1419
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF (1993) Programming of extent and direction in human reaching movements. *Biomed Res* 14 (suppl 1):1-5
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF (1995) Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 73:361-372
- Glover S, Dixon P (2002) Dynamic effects of the Ebbinghaus illusion in grasping : support for a planning/control model of action. *Percept Psychophysics* 64:266-278
- Goodale MA, Milner AD (1992) Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences* 15:20-25
- Goodale MA, Pélisson D, Prablanc C (1986) Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand and perception of target displacement. *Nature*. 320:748-750
- Goodale MA, Westwood DA, Milner DA (2004) Two distinct modes of control for object-directed action. *Prog Brain Res* 144:131-144
- Goodbody SJ, Wolpert DM (1999) The effect of visuomotor displacements on arm movement paths. *Exp Brain Res* 127:213-223
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC (1972) The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain* 95:705-748
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C (1994) Accuracy of planar reaching movements: 1. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 99:97-111
- Gottlieb GL (1996) On the voluntary movement of compliant (inertial-viscoelastic) loads by parcellated control mechanisms. *J Neurophysiol* 76:3207-3229
- Graziano MS (1997) Coding of visual space by premotor neurons 266:1054-1057
- Graziano MS (2001) Is reaching eye-centered, body-centered, hand-centered, or a combination? *Rev Neurosci* 12:175-185
- Graziano MS (1999) Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:10418-10421

- Graziano MS, Cooke DF, Taylor CS (2000) Coding the location of the arm by sight. *Science* 290:1782-1786
- Graziano MS, Taylor CS, Moore T (2002) Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. *Neuron* 34:841-851
- Graziano MSA, Yap GS, Gross CG (1994) Coding of visual space by premotor neurons. *Science* 266:1054-1057
- Haggard P, Newman C, Blundell J, Andrew H (2000) The perceived position of the hand in space. *Percept Psychophys* 68:363-377
- Haggard P (2001) Look and feel. *Trends Cogn Sci* 5:462-463
- Hay JC, Pick HL Jr, Ikeda K (1965) Visual capture produced by prism spectacles. *Psychon Sci* 2:215-216
- Hay L, Beaubaton D (1986) Visual correction of a rapid goal-directed response. *Percept Mot Skills* 62:51-57
- Helms Tillery SI, Flanders M, Soechting JF (1991) A coordinate system for the synthesis of visual and kinesthetic information. *J Neurosci* 11:770-778
- Hick WE (1952) On the rate of gain of information. *Q J Exp Psychol* 4:11-26
- Higgins JR, Angel RW (1970) Correction of tracking errors without sensory feedback. *J Exp Psychol* 84:412-416
- Howard IP, Templeton WB (1966) *Human spatial orientation*. John Wiley and sons, New York.
- Hugon M, Massion J, Wiesendanger M (1982) Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man. *Pfugers Arch* 393:292-296
- Hyman R (1953) Stimulus information as a determinant of reaction time. *J Exp Psychol* 45:188-196
- Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Koyama M, Sugiura M, Ito M, Fukuda H (1998) PET study of pointing with visual feedback of moving hands. *J Neurophysiol* 79:117-125
- Jaeger RJ, Agarwal GC, Gottlieb GL (1979) Directional errors of movement and their correction in a discrete tracking task. *J Mot Behav* 11:123-133
- Jakobson LS, Goodale MA (1989) Trajectories of reaches to prismatically-displaced targets: evidence for 'automatic' visuomotor recalibration. *Exp Brain Res* 78:575-587
- Jeannerod M (1988) *The neural and behavioural organization of goal-directed movements*. Oxford: Clarendon Press/Oxford University Press.
- Jeannerod M (1991) A neurophysiological model for the directional coding of reaching movements. In: Paillard J (ed) *Brain and Space* pp 49-69. Oxford. Oxford University Press
- Jeannerod M, Biguer B (1989) Référence égocentrique et espace représenté. *Revue Neurologique* 145:635-639
- Jeannerod M, Marteniuk RG (1992) Functional characteristics of prehension : from data to artificial neural networks. In: Proteau L, Elliott D (eds) *Vision and Motor Control* (pp 197-232). New York: Elsevier Science Publishers

- Johnson H, van Beers RJ, Haggard P (2002) Action and awareness in pointing tasks. *Exp Brain Res* 146:451-459
- Jordan M (1996) Computational aspects of motor control and motor learning. In: Heuer H, Keele S (eds) *Handbook of perception and action: motor skills*. New York: Academic Press
- Karnath HO, Sievering D, Fetter M (1994) The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective "straight ahead" orientation in man. *Exp Brain Res* 101:140-146
- Kawato M (1999) Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 14:381-393
- Keele SW (1968) Movement control in skilled motor performance. *Psychol Bull* 70:387-403
- Keele SW, Posner MI (1968) Processing of visual feedback in rapid movements. *J Exp Psychol* 77:155-158
- Kelso JAS (1977) Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3:529-543
- Kelso J, Holt KG (1980) Exploring a vibratory systems analysis of human movement production. *J Neurophysiol* 43:1186-1196
- Kettner RE, Schwartz AB, Georgopoulos AP (1988) Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. III. Positional gradients and population coding of movement direction from various movement origins. *J Neurosci* 8:2938-2947
- Khan MA, Lawrence GP, Franks IM, Buckolz E (sous presse) The utilization of visual feedback from peripheral and central vision in the control of direction. *Exp Brain Res*
- Komilis E, Pélisson D, Prablanc C (1993) Error processing in pointing at randomly feedback-induced double-step stimuli. *J Mot Behav* 25:299-308
- Lackner JR, Levine MS (1979) Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: vibratory myesthetic illusion. *Aviation Space and Environmental Medicine* 50:346-354
- Lackner JR, Taublieb AB (1984) Influence of vision on vibration-induced illusions of limb movement. *Exp Neurology* 85:97-106
- Lacquaniti F, Soechting JF (1986) EMG responses to load perturbations of the upper limb: effect of dynamic coupling between shoulder and elbow motion. *Exp Brain Res* 61:482-496
- Larish DD, Frekany GA (1985) Planning and preparing expected and unexpected movements: re-examining the relationships of arm, direction and extent of movement. *J Mot Behav* 17:168-189
- Larish DD, Volp CM, Wallace SA (1984) An empirical note on attaining a spatial target after distorting the initial conditions of movement via muscle vibration. *J Mot Behav* 16:76-83
- Lashley KS (1917) The accuracy of movement in the absence of excitation from the moving organ. *Amer J Physiol* 43: 169-194
- Lashley KS (1951) The problem of serial order in behaviour. In: Jeffress L (ed) *Cerebral mechanisms in behaviour*. New York: Interscience press.

- Laszlo JI, Bairstow JP (1971) The compression block technique: a note on procedure. *J Mot Behav* 3:313-317
- Le Petit Larousse Illustré (1994) Dictionnaire Encyclopédique. Larousse
- Lennie P, Sidwell A (1978) Saccadic eye movements and visual stability. *Nature* 275:766-768
- Lewis RF, Gaymard BM, Tamargo RJ (1998) Efference copy provides the eye position information required for visually guided reaching. *J Neurophysiol* 80: 1605-1608
- Libet B, Gleason CA, Wright EW, Pearl DK (1983) Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness potential): the unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain* 106:623-642
- McCloskey DI, Prochazka A (1994) The role of sensory information in the guidance of voluntary movement - reflections on a symposium held at the 22nd annual meeting of the society for neuroscience. *Somatosensory and Motor Research* 11:69-76
- McIntyre J, Stratta F, Droulez J, Lacquaniti F (2000) Analysis of pointing errors reveals properties of data representations and coordinate transformations within the central nervous system. *Neural Comput* 12:2823-55
- McNeilage (1970) The motor control of serial ordering in speech. *Psychol Rev* 77:182-196
- Magne P, Coello Y (2002) Retinal and extra-retinal contribution to position coding. *Behav Brain Res* 136:277-287
- Massion J (1997) Cerveau et motricité. PUF : Paris.
- Matthews PBC (1982) Where does sherrington's "Muscular sense" originate? muscles joints corollary discharges? *Ann Rev Neurosci* 5:189-218
- Megaw ED (1974) Possible modification to a rapid on-going programmed manual response. *Brain Res* 71:425-441
- Messier J, Adamovich S, Berkinblit M, Tunik E, Poizner H (2003) Influence of movement speed on accuracy and coordination of reaching movements to memorized targets in three-dimensional space in a deafferented subject. *Exp Brain Res* 150:399-416
- Messier J, Kalaska JF (1997) Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res* 115:469-478
- Messier J, Kalaska JF (2000) Covariation of primate dorsal premotor cell activity with direction and amplitude during a memorized-delay reaching task. *J Neurophysiol* 84:152-165
- Meyer DE, Abrams DA, Kornblum S, Wright CE, Smith JEK (1988) Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev* 95:340-370
- Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, Stein JF (1993) Is the cerebellum a Smith predictor. *J Mot Behav* 25:203-216
- Montagne G, Cornus S, Glize D, Quaine F, Laurent M (2000) A perception-action coupling type of control in long jumping. *J Mot Behav* 32:37-43
- Mon-Williams M, Wann J P, Jenkinson M, Rushton K (1997) Synaesthesia in the normal limb. *Proc Roy Soc of Lond Series B Biological Sciences* 264:1007-1010
- Murata A, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, raos V, Rizzolatti G (1997) Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *J Neurophysiol* 78:2226-2230

- Neiger H, Gilhodes JC, Tardy-Gervet MF, Roll JP (1986) Rééducation sensori-motrice par assistance proprioceptive vibratoire. *Kinésithérapie* 252 :6-21
- Newell KM, Houk JC (1983) Speed and accuracy of compensatory responses to limb disturbances. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 9:58-74
- Nijhof EJ (2003) On-line trajectory modifications of planar, goal-directed arm movements. *Hum Mov Sci* 22:13-36
- Nougier V, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Cole J, Forget R, Paillard J, Lamarre Y (1996) Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res* 109:473-482
- Paillard J (1980) The multichanneling of visual cues and the organization of a visually guided response. In: Stelmach GE, Requin J (eds) *Tutorials in Motor Behavior* (pp 259-279). Amsterdam: North-Holland Publishing Company.
- Paillard J (1982) The contribution of peripheral and central vision to visually guided reaching. In: Ingle DJ, Goodale MA, Mansfield RJW (eds) *Analysis of Visual Behavior* (pp 367-382). MIT Press: Cambridge, Massachusetts.
- Paillard J (1986) *Itinéraire pour une psychophysiologie de l'action*. Editions Actio: Paris.
- Paillard J (1991) Motor and representational framing of space. In: Paillard J (ed) *Brain and Space* (pp 163-182). Oxford: Oxford University Press.
- Paillard J (1996) Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Can J Physiol Pharmacol* 74:401-417
- Paillard J, Amblard B (1985) Static versus kinetic visual cues for the processing of spatial relationships. In: Ingle DJ, Jeannerod M, Lee DN (eds) *Brain mechanisms of spatial vision* (pp 299-330). The Hague: Martinus Nijhoff
- Paillard J, Beaubaton D (1976) Triggered and guided components of visual reaching. Their dissociation in split-brain studies. In: M. Shahani (ed) *"The Motor System: Neurophysiology and muscle mechanisms"* (pp 333-347). Elsevier, Amsterdam.
- Paillard J, Beaubaton D (1978) De la coordination visuo-motrice à l'organisation de la saisie manuelle. In: H. Hecaen & M. Jeannerod (eds) *"Du contrôle de la motricité à l'organisation du geste"* (pp 225-260). Masson, Paris.
- Paillard J, Brouchon M (1968) Active and passive movements in the calibration of position sense. In: Freedman SJ (ed) *The Neuropsychology of spatially oriented behaviour* (pp 35-56). Illinois: Dorsey Press.
- Pearson KG (2001) Proprioceptive sensory feedback. *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group
- Pélisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double step stimulus. *Exp Brain Res* 62:303-311
- Pennel I, Coello Y, Orliaguet J-P (2002a) Frame of reference and adaptation to directional bias in video-controlled reaching task. *Ergonomics* 15:1047-1077
- Pennel I, Coello Y, Orliaguet JP (2003) Visuokinesthetic realignment in a video-controlled reaching task. *J Mot Behav* 35:274-284

- Pennel I, Ferrel C, Coello Y, Orliaguet J-P (2002b) Contrôle sensori-moteur en situation de téléopération : données théoriques et perspectives ergonomiques. *Le travail humain* 65:29-58
- Pisella L, Arzi M, Rossetti Y (1998) The timing of color and location processing in the motor context. *Exp Brain Res* 121:270-276
- Pisella L, Gréa H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, Boisson D, Rossetti Y (2000) An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat. Neurosci* 3:729-736
- Plooy A, Tresilian JR, Mon-Williams M, Wann JP (1998) The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Exp Brain Res* 118:415-420
- Plotnik M, Flash T, Inzelberg R, Schechtman E, Korczyn AD (1998) Motor switching abilities in Parkinson's disease and old age: temporal aspects. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 65:328-337
- Polit A, Bizzi E (1979) Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J Neurophysiol* 42:183-194
- Poulton EC (1981) Human manual control. In: Brooks VB (ed) *Handbook of physiology, Section 1. The nervous system, vol 2* (pp 1337-1389). Motor control. American Physiological Society, Bethesda.
- Prablanc C, Desmurget M, Gréa H (2003) Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. *Prog Brain Res* 142:155-170
- Prablanc C, Echallier JF, Jeannerod M, Komilis E (1979a) Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biol Cybern* 35:183-187
- Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M (1979b) Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. I. Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biol Cybern* 35:113-124
- Prablanc C, Jeannerod M (1975) Corrective saccades: dependence on retinal reafferent signals. *Vision Res* 15:465-469
- Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67:455-469
- Prablanc C, Pélisson D, Goodale MA (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Exp Brain Res* 62:293-302
- Proteau L (1992) On the specificity of learning and the role of visual information for movement control. In: Proteau L, Elliott D (eds) *Vision and Motor Control* (pp 3-31). New York: Elsevier Science Publishers.
- Proteau L, Boivin K, Linossier S, Abahnini K (2000) Exploring the limits of peripheral vision for the control of movement. *J Mot Behav* 32:277-286
- Quinn JT, Sherwood DE (1983) Time requirements of changes in program and parameter variables in rapid ongoing movements. *J Mot Behav* 15:163-178
- Rand MK, Shimansky Y, Stelmach GE, Bloedel JR (2004) Adaptation of reach-to-grasp movement in response to force perturbations. *Exp Brain Res* 154:50-65

- Redon C, Hay L, Velay J-L (1991) Proprioceptive control of goal-directed movements in Man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *J Mot Behav* 23:101-108
- Riehle A, Requin J (1989) Monkey primary motor and premotor cortex: single-cell activity related to prior information about direction and extent of an intended movement. *J Neurophysiol* 61:534-549
- Rizzo M, Darling W (1997) Reaching with cerebral tunnel vision. *Neuropsychologia* 35:53-63
- Robinson D (1986) Control of eye movements. In *Handbook of Physiology –The nervous system II* (pp 1275-1337). American physiological society
- Robinson DA, Wurtz (1976) Use of an extra-retinal signal by monkey superior colliculus neurons to distinguish real from self-induced stimulus movement. *J Neurophysiol* 39:852-870
- Roll JP, Roll R (1987) La proprioception extra-oculaire comme élément de référence posturale et de lecture spatiale des données rétinienne. *Agressologie* 28:905-912
- Roll JP, Vedel JP (1982) Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res* 47:177-190
- Rosenbaum DA (1980) Human movement initiation: specification of arm, direction, and extent. *J Exp Psychol General* 109:444-474
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C (1995) Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 74:457-463
- Rossetti Y, Stelmach GE, Desmurget M, Prablanc C, Jeannerod M (1994) The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and accuracy. *Exp Brain Res* 101:323-330
- Rothwell JC, Traub MM, Day BL, Obeso JA, Thomas PK, Marsden CD (1982) Manual motor performance in a deafferented man. *Brain* 105:515-542
- Roy EA, Hall C (1992) Limb apraxia: a process approach. In: Proteau L, Elliott D (eds) *Vision and Motor Control* (pp 3-31). New York: Elsevier Science Publishers
- Sabes PN (2000) The planning and control of reaching movements. *Curr Opin Neurobiol* 10:740-746
- Sainburg RL, Ghez C, Kalakanis D (1999) Intersegmental dynamics are controlled by sequential anticipatory, error correction, and postural mechanisms. *J Neurophysiol* 81:1045-1056
- Sainburg RL, Ghilardi MF, Poizner H, Ghez C (1995) Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *J Neurophysiol* 73:820-835
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB (2003) Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol* 89:401-415
- Sainburg RL, Poizner H, Ghez C (1993) Loss of proprioception produces deficits in interjoint coordination. *J Neurophysiol* 70:2136-2147
- Sanes JN, Mauritz KH, Dalakas MC, Evarts EV (1985) Motor control in human with large-fiber sensory neuropathy. *Hum Neurobiol* 4:101-114
- Saunders JA, Knill DC (2003) Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 152:341-352

- Saunders JA, Knill DC (2004) Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci* 24:3223-3234
- Schlag J, Schlag-Rey M (2002) Through the eye, slowly : delays and localization errors in the visual system. *Nat Neurosci* 3:191-200
- Schmidt RA (1975) A schema theory of a discrete motor skill learning. *Psychol.Rev* 82:225-260
- Schmidt RA (1988) Motor control and learning. 2nd edition. Human Kinetics, Champaign, IL.
- Schmidt RA, Zelaznik H, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT (1979) Motor-output variability: a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev* 86: 415-451
- Schwartz AB, Kettner RE, Georgopoulos AP (1988) Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. I. Relations between single cell discharge and direction of movement. *J Neurosci* 8:2913-2927
- Sherrington CS (1939) Selected writings of Sir Charles Sherrington. Denny-Brown (ed): Oxford Medical Publications.
- Simoneau M, Paillard J, Bard C, Teasdale N, Martin O, Fleury M, Lamarre Y (1999) Role of the feedforward command and reafferent information in the coordination of a passing prehension task. *Exp Brain Res* 128:236-242
- Sittig AC, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM (1987) The contribution of afferent information on position and velocity to the control of slow and fast human forearm movements. *Exp Brain Res* 67:33-40
- Skavenski AA (1972) Inflow as a source of extraretinal eye position information. *Vision Res* 11:743-746
- Slater-Hammel AT (1960) Reliability, accuracy and refractoriness of a transit reaction. *Res Q* 31:217-228
- Smeets JBJ, Brenner E (1995) The visual guidance of ballistic arm movements. In: Mergner T, Hlavacka F (eds) Multisensory control of posture. New York, pp 191-197
- Smith WM, Bowen KF (1980) The effect of delayed and displaced visual feedback on motor control. *J Mot Behav* 12:91-101
- Smith MA, Brandt J, Shadmehr R (2000) Motor disorder in Huntington's disease begins as a dysfunction in error feedback control. *Nature* 403:544-549
- Sober SJ, Sabes PN (2003) Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 6:6982-6992
- Soechting JF, Flanders M (1989) Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *J Neurophysiol* 62:582-594
- Soechting JF, Lacquaniti F (1983) Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. *J Neurophysiol* 49:548-564
- Sperry RW (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol* 43:482-489
- Spijkers W, Spellerberg S (1995) On-line visual control of aiming movements? *Acta Psychol (Amst)* 90:333-348

- Steyvers M, Verschueren SM, Levin O, Ouamer M, Swinnen SP (2001) Proprioceptive control of cyclical bimanual forearm movements across different movement frequencies as revealed by means of tendon vibration. *Exp Brain Res* 140:326-334
- Stratton GM (1896) Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychol Rev* 3:611-617
- Taub E, Goldberg IA (1974) Use of sensory recombination and somatosensory deafferentation techniques in the investigation of sensory-motor integration. *Perception* 3:393-408
- Taub E, Goldberg IA, Taub P (1975) Deafferentation in monkeys: pointing at a target without visual feedback. *Exp Neurol* 46:178-186
- Teasdale N, Bard C, Fleury M, Paillard J, Forget R, Lamarre Y (1994) Bimanual interference in a deafferented patient and control subjects. In: Swinnen SP, Heuer H, Massion J, Casaer P. pp 243-258. Orlando: Academic Press.
- Temprado JJ, Vieilledent S, Proteau L (1996) Afferent information for motor control: The role of visual information in different portions of the movement. *J Mot Behav* 28:280-287
- Thomson JA (1983) Is continuous visual monitoring necessary in visually guided locomotion? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 9:427-443
- Turner RS, Anderson ME (1997) Pallidal discharge related to the kinematics of reaching movements in two dimensions. *J Neurophysiol* 77:1051-1074
- Turrell Y, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Martin O (1998) Corrective loops involved in fast aiming movements: effect of task and environment. *Exp Brain Res* 120:41-51
- van Beers RJ, Baraduc P, Wolpert DM (2002a) Role of uncertainty in sensorimotor control. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357:1137-1145
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJ (1996) How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Exp Brain Res* 111:253-261
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJD (1998) The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res* 122:367-377
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJ (1999a) Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 81:1355-1364
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJ (1999b) Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res* 125:43-49
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002b) When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12:834-837
- van der Meulen JHP, Gooskens RHJM, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM, Wilhelm K (1990) Mechanisms underlying accuracy in fast goal-directed arm movements in man. *J Mot Behav* 22:67-84
- van Donkelaar P, Franks IM (1991) Preprogramming vs. on-line control in simple movement sequences. *Act Psychol* 77:1-19
- van Hoftsen C, Lee D (1982) Dialogue on perception and action. *Hum Mov Sci* 1:125-138

- van Sonderen JF, Gielen CCAM, van der Gon JJD (1989) Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Exp Brain Res* 78:139-146
- Velay JL, Beaubaton D (1986) Influence of visual context on pointing movement accuracy. *Curr Psychol Cogn* 6:447-456
- Vercher JL, Gauthier GM, Guedon O, Blouin J, Cole J, Lamarre Y (1996) Self-moved target eye tracking in control and deafferented subjects: roles of arm motor command and proprioception in arm-eye coordination. *J Neurophysiol* 76:1133-1144
- Vercher J-L, Magenes G, Prablanc C, Gauthier GM (1994) Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets: spatial and temporal analysis. *Exp Brain Res* 99:507-523
- Vercher JL, Sares F, Blouin J, Bourdin C, Gauthier G (2003) Role of sensory information in updating internal models of the effector during arm tracking. *Prog Brain Res* 142:203-222
- Vince MA (1948) Corrective movements in a pursuit task. *Q J Exp Psychol* 1:85-106
- Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P (1998) Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol* 79:3290-3294
- Vindras P, Viviani P (1998) Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24:569-591
- von Helmholtz H (1866) *Treatise on Physiological Optics*. Volume 3. Optical Society of America, New York
- von Holst H, Mittelstaedt H (1950) The reafference principle. Interaction between the central nervous system and the periphery. Traduction in: *Selected papers of Erich von Holst: The behavioural physiology of animals and man* (pp 134-173). London: Methuen, 1973
- Wann JP (1991) The integrity of visual-proprioceptive mapping in cerebral palsy. *Neuropsychologia* 29:1095-1106
- Wann JP, Ibrahim SF (1992) Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res* 91:162-166
- Whiting HTA, Cockerill IM (1974) Eyes on hand – eyes on target? *J Mot Behav* 6:27-32
- Wing AM (2000) Motor control: Mechanisms of motor equivalence in handwriting. *Curr Biol* 23:R245-248
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269:1880-1882
- Wolpert DM, Kawato M (1998) Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural networks* 11:1317-1329
- Wolpert DM, Miall RC, Kawato M (1998) Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn Sci* 2:338-347
- Woodworth RS (1899) The accuracy of voluntary movement. *Psychol Rev Monogr* (suppl.3)
- Wooster M (1923) Certain factors in the development of a new spatial coordination. *Psychol Monogr* 32:1-96
- Wurtz RH, Goldberg WE (eds) 1989 *The neurobiology of saccadic eye movements. Reviews of oculomotor research*. Amsterdam: Elsevier.
- Wurtz RH, Kandel ER (2000a) Central visual pathways. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (eds) *Principles of neural science* (4th edition) (pp 523-547). McGraw-Hill

- Wurtz RH, Kandel ER (2000b) Perception of motion, depth and form. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (eds) Principles of neural science (4th edition) (pp 548-571). McGraw-Hill
- Young RP, Zelaznik HN (1992) The visual control of aimed hand movements to stationary and moving targets. *Act Psychol* 79:59-78
- Zelaznik HN, Hawkins B, Kisselburgh L (1983) Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Mot Behav* 15:217-236

Annexe : Publications

Articles publiés dans des revues à comité de lecture

Sarlegna, F., Blouin, J., Vercher, J.-L., Bresciani, J.-P., Bourdin, C. & Gauthier, G. M. (2004). Online control of the direction of rapid reaching movements. **Experimental Brain Research**, 157, 468-471. DOI: 10.1007/s00221-004-1860-y.

Sarlegna, F., Blouin, J., Bresciani, J.-P., Bourdin, C., Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. (2003). Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. **Experimental Brain Research**, 151, 524-535. DOI 10.1007/s00221-003-1504-7.

Bresciani, J.-P., Blouin, J., **Sarlegna, F.**, Bourdin, C., Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. (2002). On-line versus off-line vestibular evoked control of goal-directed arm movements. **NeuroReport**, 13, 1563-1566.

Bresciani, J.-P., Blouin, J., Popov, K., Bourdin, C., **Sarlegna, F.**, Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. (2002). Galvanic vestibular stimulation produces online arm movement deviations when reaching towards memorized visual targets. **Neuroscience Letters**, 318, 34-38.

Bresciani, J.-P., Blouin, J., Popov, K., **Sarlegna, F.**, Bourdin, C., Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. (2002) Vestibular signals contributes to the online control of goal-directed arm movements. **Current Psychology of Cognition / Cahiers de Psychologie Cognitive**, 21, 263-280.

Articles soumis à des revues à comité de lecture

Sarlegna, F., Blouin, J., Bourdin, C., Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. Internally-driven online control of reaching movements : a study on a deafferented subject.

Sarlegna, F., Blouin, J., Bourdin, C., Vercher, J.-L. & Gauthier, G. M. Adaptation of the visuo-manual relationship through visual, proprioceptive and verbal information.

Remerciements (bis)

J'espère que ce manuscrit reflète le sérieux dont j'ai fait preuve depuis que j'ai débuté avec Gabriel en Maîtrise, il y a 5 ans de cela. J'aimerais désormais me permettre des remerciements peut-être un peu moins conventionnels que ceux présentés au début de ce manuscrit mais encore plus sincères et personnels.

Encore une fois, en première position, Jean Blouin !

Sans m'étendre, je pense que tu m'as incroyablement encadré au vu de ce qui a pu arriver depuis mon entrée en DEA. Je voudrais simplement louer tes qualités humaines, de sincérité et de simplicité notamment, dans un monde scientifique où des pressions pèsent souvent sur les doctorants. J'ai bien compris que la pression, toi, tu la buvais ! Je pense que nous avons réalisé un bon travail ensemble : ceci dit, j'ai toujours pensé que cela aurait pu être encore plus instructif et productif sans tous ces enseignements, tutorats ou autres innombrables recherches de financement... To be continued? Je l'espère vraiment!!!

Gabriel : moi aussi (eh oui, après Jean-Pierre), tu m'as pris sous ton aile à partir de la Maîtrise. Tu es donc largement responsable de mon arrivée dans le monde de la science. Finalement, tu auras compris que j'étais un bosseur plutôt que...

En bref, tu es inégalable, mais je préfère encore quand tu es de bonne humeur. Un regret tout de même : que tu ne m'aies pas transmis tout ce que tu sais, ce sera pour plus tard !!

PS : si je montais un labo à Callelongue, tu nous aiderais ???

Jean-Louis, aka JLV, aka le tonton flingueur du groupe :

Sa devise, « je flingue d'abord, je discute ensuite », ne doit pas occulter qu'il est sans aucun doute (sincèrement) la personne la plus ouverte du labo. Tu me fais rêver lorsque tu parles d'émergence !!

Alain, Christophe et Yo : je voudrais être comme vous quand je serai grand ! Travail et sourire aux lèvres toujours en même temps. Votre seule erreur aura été de jouer « en face » au foot du vendredi soir ou au basket du jeudi midi, ce qui fait que vous n'avez pas pu profiter de mes talents balle au pied ou en main!!!

Fred : découvert à l'ACAPS, ce petit brin d'homme plutôt discret s'est révélé à moi depuis...Bluffant, et bon en plus !! Go, lil' Nittany Lion, go !

Malgré son départ anticipé (par rapport à moi, pas forcément à sa date prévue de soutenance), j'aimerais remercier Jean-Pierre « always sur la Brèche » pour tout !!!

Scientifiquement, j'ai bien compris que « si y'a un effet, y'a un effet » et aussi que rien ne sert à faire des manips, encore faut-il faire les bonnes manips. Pour le reste, j'ai au moins compris qu'il y avait des gens complètement différents de moi avec qui je pouvais sociabiliser...

A propos de toutes ces personnes ayant toutes un point commun,
je conclurai donc par un vibrant : « CSM, ma seule famille !! ».

J'en place une pour mes copains de chambrée, Mick et JMi notamment : et si on montait notre labo en Australie...ou à Marseille (je connais quelqu'un à Callelongue... et y'a l'OM!!! A quand le premier Camus, Prieur et Sarlegna dans PubMed ? Merci à Fred et Julien pour avoir participé à l'illustration de ce document, à Ben pour m'avoir montré que sa science n'était pas si molle, et à Lorène, toujours dynamique et sympa (but Beware of the bee...)

Je tiens aussi à dire à ceux qui n'ont pas suffisamment cru en moi pour me donner un financement que ça m'a encore plus motivé, et qu'ils entendront encore parler de moi !

Spéciales dédicaces

A Sophie, ma femme (!!???, c'est énorme de dire ça)...

7 ans de galère, avec peu de cadeaux ou de vacances à s'offrir ?

Je dirai plutôt qu'on est arrivé au 7^{ème} ciel et que je ne suis pas prêt à en redescendre, après un superbe mariage. Après avoir traversé tout ça, j'espère que la traversée de l'Atlantique nous amènera encore plus de bonheur. Montrons à l'éternité qui on est...

Mais nous n'avons tout de même pas vécu d'amour et d'eau fraîche :

Je tiens à remercier mes parents pour leur support inconditionnel. Vous avez toujours été là, vous avez toujours cru en moi, suffisamment en tout cas pour me financer durant ce long cycle universitaire. Rassurez-vous, j'ai officiellement fini mes études (normalement...) !!

Un grand merci à Arlette et Bernard : grâce à vous, je n'ai jamais souffert de la faim pendant mon cursus et également passé quelques bons moments près du rond-point du Prado!!

J'en profite enfin pour remercier OM et NBA pour avoir toujours été là quand j'avais besoin de décompresser (le deuxième cité aura souvent été un meilleur relaxant, cependant).

Je finirai par remercier quelques sujets, notamment les collègues, toujours précieux pour leur naïveté :

AC, AL, AMC, AN, AR, AS, BA, BB, CB, CC, CF, CG, CS, DL, DS, FD, FG, FH, FL, FM, FS, FV, GMG, GJ, GL, JA, JB, JCS, JMP, JPB, JS, LB, LM, LRL, LU, MC, MK, MT, OM, PB, PM, RP, SP, et bien sûr SR « last but never never least! »

Abstract Despite extensive research in the field of motor control, it is still not fully understood how visual and proprioceptive information related to hand and target positions are used to plan and control goal-directed arm movements. We developed an original method to investigate the online control of movement. In each of the studies realised, adult participants were asked to reach as accurately as possible visual targets. Modifications of either target position or seen hand position were triggered randomly, near movement initiation, and we analysed the kinematics of the rapid reaching movements. To reduce the putative role of cognitive, high-level processes on the online control of movement, we produced these perturbations such that they were not perceived by the subjects (i.e. these were never able to report verbally such events).

Study 1 demonstrated that visual information of target position was taken into account earlier and greater compared to visual information of hand position to control in real time the rapid reaching movements. The limited use of hand visual feedback in this study appeared to be conflicting with a number of reports which emphasized its crucial contribution to the control of aimed arm movements. A detailed analysis of the literature suggested that the nature of the task, essentially a task where movement amplitude had to be controlled, could be responsible for the limited processing of visual information. The second study was designed to examine the use of hand visual feedback in the online control of rapid reaching movements, when only movement direction has to be controlled.

Study 2 highlighted the ability of the nervous system to process rapidly and accurately visual and proprioceptive information on hand position. Indeed, visual information was used significantly and consistently, a result differing strikingly from that in the first study. It then appeared interesting to investigate the online control of reaching movements when modifications of hand visual feedback should affect both movement amplitude and direction. The underlying question was to know whether the online control of both components would be identical to what was observed in the two previous studies or whether we would observe an interaction-type effect ?

Study 3 showed that the directional control of rapid movements on the basis of hand visual feedback is limited by the control of movement amplitude. Therefore, the requirement to stop accurately the rapid hand movement on the target by controlling braking (antagonist) activity can be legitimately termed as a constraint.

At this point, we had shown significant contributions of proprioceptive information and of visual signals related to hand and target localisations to the control of reaching movement during its execution. To further understand the crucial role of these feedback loops, we analysed the performance of a proprioceptively deafferented patient in complete darkness, i.e. without vision of the hand and the target. Study 4 demonstrated that reaching movements can be controlled in-flight despite the absence of peripheral sensory feedback loops on hand and target positions during the movement. We thus propose a model of motor control based on the optimal use of feedforward and feedback mechanisms and on the continuity and the rapidity of information processing.

Keywords : Online control of reaching arm movements - Target – Hand
Vision – Proprioception – Efference copy